

Aus der Professur für Phytomedizin
der Agrar- und Umweltwissenschaftlichen Fakultät

**Untersuchungen zur Populationsdynamik und
Resistenzentwicklung gegenüber Herbiziden von *Apera spica-venti*
(L.) P. Beauv.**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

Doktor der Agrarwissenschaften
(doctor agriculturae (Dr. agr.))

an der Agrar- und Umweltwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Rostock

vorgelegt von
Master of Science Agrarökologie und Diplom-Geographin Andrea Schulz

aus Rostock
Rostock, 13.02.2015

Gutachter:

Prof. Dr. Bärbel Gerowitt

Universität Rostock

Agrar- und Umweltwissenschaftliche Fakultät

Professur für Phytomedizin

Prof. Per Kudsk

Aarhus University

Department of Agroecology - Crop Health

Prof. Dr. Peter Zwerger

Julius Kühn-Institut

Bundesforschungsinstitut für Kulturpflanzen Braunschweig

Institut für Pflanzenschutz in Ackerbau und Grünland

Datum der Einreichung: 13.02.2015

Datum der Verteidigung: 17.07.2015

Inhaltsverzeichnis

1 Allgemeine Einleitung.....	1
1.1 <i>Apera spica-venti</i> – Bedeutung als Ackerunkraut.....	1
1.2 Die Entwicklung von Resistenzen gegenüber Herbiziden	4
1.3 Zielsetzung und Fahrplan der Dissertation	6
1.4 Literatur.....	8
2 Effects of crop rotation and reduced nitrogen fertilisation on <i>Apera spica-venti</i> populations in a long-term experiment	15
Summary	15
2.1 Introduction	15
2.2 Materials and methods	16
2.2.1 Experimental design	16
2.2.2 Statistical analyses.....	17
2.3 Results and discussion	17
2.3.1 Plant emergence and panicle development by rotation, fertilisation and crop.....	17
2.3.2 Plant emergence and panicle development in winter wheat.....	18
2.3.2.1 By treatments	18
2.3.2.2 By years.....	18
2.4 References	19
3 Die demographische Entwicklung von <i>Apera spica-venti</i> in der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste	21
Zusammenfassung	21
3.1 Einleitung.....	22
3.2 Material und Methoden	23
3.2.1 Der Versuch	23
3.2.1.1 Versuchsstandort	23
3.2.1.2 Versuchsanlage	23
3.2.1.3 Versuchsvarianten	24
3.2.1.4 Acker- und pflanzenbauliche Maßnahmen.....	25
3.2.2 Datenerhebungen im Versuch.....	25
3.2.2.1 Samenbank	25
3.2.2.2 Erfassung der Pflanzendichten	25
3.2.2.3 Samenbildung	26
3.2.2.4 Samengehalte im Erntegut	26
3.2.2.5 Keimfähigkeit neu gebildeter Samen	27
3.2.3 Statistische Auswertung	27
3.3 Ergebnisse	28
3.3.1 Bodensamenvorrat	29
3.3.2 Auflauf während der Brachephasen	29
3.3.3 Auflauf und Entwicklung in den Feldkulturen	30
3.3.4 Samenbildung.....	33
3.3.5 Samengehalt im Erntegut	36
3.3.6 Keimfähigkeit der neu gebildeten Samen	38
3.4 Diskussion.....	38
3.5 Literatur.....	41

4 Die Schätzung populationsdynamischer Parameter für <i>Apera spica-venti</i> mit linearen gemischten Modellen	45
Zusammenfassung	45
4.1 Einleitung.....	45
4.2 Material und Methoden	48
4.2.1 Daten und Datenaufbereitung.....	48
4.2.2 Statistische Analyse	50
4.2.3 Selektion des minimal adäquaten statistischen Modells	51
4.3 Ergebnisse	52
4.3.1 Die Güte der statistischen Modelle	54
4.3.2 Die geschätzten Parameter	57
4.4 Diskussion.....	64
4.5 Literatur.....	69
5 Modellierung der Populationsdynamik von <i>Apera spica-venti</i> und deren Validierung	74
Zusammenfassung	74
5.1 Einleitung.....	74
5.2 Material und Methoden	76
5.2.1 Die Modellstruktur	76
5.2.2 Parametrisierung des Modells.....	78
5.2.3 Annahmen und Beschränkungen im Modell	79
5.2.4 Vergleichsdatensatz.....	80
5.3 Ergebnisse	81
5.3.1 Das Basismodell	81
5.3.2 Vergleichsdatensatz.....	85
5.4 Diskussion.....	87
5.5 Literatur.....	90
6 Vergleich sensibler Populationen von <i>Apera spica-venti</i> L. (P.B.) hinsichtlich der Wirkung des ALS-Inhibitors Iodosulfuron	93
Zusammenfassung	93
6.1 Einleitung.....	94
6.2 Material und Methoden	96
6.2.1 Versuch 1: Sensitivitätsstatus der Referenzpopulationen	96
6.2.2 Versuch 2: Auflaufversuche im Gewächshaus	97
6.2.3 Statistische Analyse	98
6.3 Ergebnisse	98
6.3.1 Versuch 1: Sensitivitätsstatus der Referenzpopulationen	98
6.3.2 Versuch 2: Auflaufversuche im Gewächshaus	99
6.4 Diskussion.....	100
6.5 Literatur.....	101
7 Approaches to early detection of herbicide resistance in <i>Apera spica-venti</i> regarding intra- and inter-field situations	103
Abstract	103
7.1 Introduction	104
7.2 Materials and methods	106
7.2.1 The intra-field situation: Distribution of resistant and susceptible plants	106

7.2.1.1 Plant material	106
7.2.1.2 Dose-response experiments	107
7.2.1.3 Statistical analyses	108
7.2.2 The inter-field situation: Survey in north-eastern Germany	109
7.2.2.1 Seed sampling	109
7.2.2.2 Site conditions	109
7.2.2.3 Whole-plant bioassays	110
7.2.2.4 Data analyses	111
7.3 Results	111
7.3.1 The intra-field situation: Distribution of resistant and susceptible plants	111
7.3.2 The inter-field situation: Survey in north-eastern Germany	114
7.4 Discussion	117
7.5 References	121
8 Population dynamics and evolution of herbicide resistance in <i>Apera spica-venti</i> – Simulationsstudien zur Resistenzentwicklung mit PERTH	126
Abstract	126
8.1 Einleitung	127
8.2 Material und Methoden	128
8.2.1 <i>Apera spica-venti</i> in PERTH	128
8.2.2 Modelldynamik	129
8.3 Ergebnisse	131
8.4 Diskussion	135
8.5 Literatur	136
9 Allgemeine Diskussion	140
Literatur	145
Zusammenfassung	151
Summary	155

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1-1: Risikofaktoren, die die Entwicklung von Herbizidresistenz fördern (nach ANONYMUS 2003, POWLES & YU 2010).	5
Abbildung 1-2: Fahrplan der Dissertation.	7
Figure 2-1: <i>A. spica-venti</i> (tillers/plant) by crops (full fertiliser dose, untreated plots, all years) in the cash crop rotation (left figure) and fodder crop rotation (right figure). Number of observations in the cash crop rotation per crop: winter barley n=128, winter rye n=123, winter wheat 1 and 2 n=124. Number of observations in the fodder crop rotation per crop n=88.	18
Figure 2-2: <i>A. spica-venti</i> plants in all winter wheat crops in the years. Numbers of observations in 1997 n=48, from 1998 to 2007 every year n=64.	19
Abbildung 3-1: Schema des Versuchsaufbaus. Jedes Feld bestand aus 18 Parzellen. Die sechs Versuchsvarianten lagen in drei Wiederholungen hintereinander auf den Streifen (links). Der Bereich zwischen den Parzellen wurde unkrautfrei gehalten (rechts oben). In den Parzellen wurde auf bis zu 24 Zählflächen (jeweils 0,125 m ²) der Aufwuchs von <i>A. spica-venti</i> erfasst (rechts unten; I, II, III: 1., 2., 3. Quadratmeter).	24
Abbildung 3-2: Der Bodensamenvorrat jeweils am Beginn eines Anbaujahres für den Zeitraum 1982 bis 1997. Die Daten des Jahres 1997 wurden für einen Vergleich von Ausgangs- und Endsituation in die Darstellung einbezogen (Erhebungen 0-25 cm Tiefe, n _{1982/84} = 180, n ₁₉₈₆₋₉₇ = 90, 1983 und 1985 keine Datenerfassung).	28
Abbildung 3-3: Die Entwicklung der Dichten von <i>A. spica-venti</i> in den Brachephases von Rotation 1 (1982-84) bis 5 (1994-96). (Erhebungen auf 0,125 m ² , n _{Rüben} = 72, 216, 216, 120, 120; n _{Gerste} = 144, 24, 72, 24, 72). Gruppen mit gleichen Buchstaben zeigen keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung (KRUSKAL-WALLIS, $\alpha = 0,05$, kritischer Wert: $\chi^2_{4;0,95} = 9,49$).	30
Abbildung 3-4: Der Auflauf von <i>A. spica-venti</i> in der Wintergerste im Herbst, zusammengefasst für die fünf Rotationen. (Erhebungen auf 0,125 m ² , n ₁ = 144, n _{2,3} = 216, n _{4,5} = 120).	31
Abbildung 3-5: Dichten von <i>A. spica-venti</i> im Frühjahr (links) und vor der Ernte (rechts) in den beiden Getreidekulturen (WW: Winterweizen oben, WG: Wintergerste unten). Erhebungen auf 0,125 m ² (Frühjahr, n = 72) und 0,5 m ² (vor der Ernte, n = 12).	32
Abbildung 3-6: Die Anteile der Adulten an den einzelnen SBKL in den beiden Getreidekulturen von 1982 bis 1996 (Wintergerste 1989: keine Daten). (Erhebungen auf 0,5 m ² , n = 12, Berechnung der Anteile auf Basis der arithmetischen Mittelwerte).	33
Abbildung 3-7: <i>A. spica-venti</i> Samen im Erntegut des Winterweizens (offene Dreiecke) und der Wintergerste (gefüllte Dreiecke und Zahlenwerte) von 1992 bis 1996.	37
Abbildung 4-1: Die Zustandsgrößen im Lebenszyklus von <i>A. spica-venti</i> in der Fruchtfolge Rüben (R) – Winterweizen (W) – Wintergerste (G).	47
Abbildung 4-2: Der Lebenszyklus von <i>A. spica-venti</i> in der Fruchtfolge Rüben (R) – Winterweizen (W) – Wintergerste (G) mit Angabe der Zustandsgrößen (Rechtecke) und der geschätzten Parameter (Ellipsen).	53
Abbildung 4-3: Die Güte der Schätzung der Abbaurate des Bodensamenvorrates sowie der Auflaufraten in den Brachephases zwischen zwei Kulturen sowie der Auflaufraten in den Kulturen.	55
Abbildung 4-4: Die Güte der Schätzung der Adultenraten und der Rispenbildung juveniler und adulter <i>A. spica-venti</i> in den beiden Getreidekulturen.	56

Abbildung 4-5: Die Güte der Schätzung der Samenexportrate aus den beiden Getreidekulturen.	56
Abbildung 4-6: Die Güte der Schätzung der Samenverluste zwischen der berechneten Samenbank des Sommers und der gemessenen des Herbstes.	57
Abbildung 4-7: Schätzung der Auflaufraten in Brachephase vor den Rüben und vor der Wintergerste. Dargestellt sind die auf 1 m ² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie, gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall).	58
Abbildung 4-8: Schätzung der Auflaufraten in den drei Feldkulturen. Dargestellt sind die auf 1 m ² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie, gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall).	60
Abbildung 4-9: Schätzung der Adultenrate von <i>A. spica-venti</i> in den Getreidekulturen. Dargestellt sind die auf 1 m ² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie; gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall).	61
Abbildung 4-10: Schätzung der Rispenbildungsrate aus den juvenilen Pflanzen (links) und den adulten Pflanzen (rechts) in den Getreidekulturen. Dargestellt sind die auf 1 m ² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie; gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall).	61
Abbildung 4-11: Die Schätzung der Samenbildung aus der Dichte der Rispen vor der Ernte. Dargestellt sind die auf 1 m ² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie; gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall).	62
Abbildung 4-12: Schätzung des Anteils der neu gebildeten Samen, der mit dem Erntegut der Getreidekulturen entfernt worden ist. Dargestellt sind die auf 1 m ² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie; gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall).	63
Abbildung 4-13: Schätzung des Bodensamenverlustes für die Jahre 1982-1991. Dargestellt sind die auf 1 m ² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie; gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall). 1983 und 1985 keine Daten.	63
Abbildung 4-14: Schätzung der anderen Samenverluste, die zwischen dem berechneten Bodensamenvorrat im Sommer und dem beobachteten Bodensamenvorrat im Herbst aufgetreten sind. Dargestellt sind die auf 1 m ² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie; gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall). Für die Rüben Daten aus den Jahren 1982-1996, für die Getreidekulturen aus den Jahren 1992-1996.	64
Abbildung 5-1: Die Struktur des Simulationsmodells basierend auf dem Lebenszyklus von <i>A. spica-venti</i> in der Fruchtfolge Rüben (R) – Winterweizen (W) – Wintergerste (G). SB: Samenbank. Die gestrichelte Linie trennt die unter- (links) und oberirdische (rechts) Population voneinander. Bezeichnungen in kursiv an den Pfeilen geben die geschätzten Parameter an (vgl. Kapitel 4).	77
Abbildung 5-2: Ergebnisse der Simulationen mit dem Basismodell für den Bodensamenvorrat am Beginn einer Anbausaison (oben) und der Etablierung juveniler <i>A. spica-venti</i> im Frühjahr (unten) im Verlauf von fünf Rotationen der Fruchtfolge Rüben (R) – Winterweizen (WW) – Wintergerste (WG). Obere Abbildung n = 1000. Untere Abbildung variable n, da nur Populationen mit Pflanzendichten > 0 im Boxplot.	82
Abbildung 5-3: Ergebnisse der Simulationen mit dem Basismodell. Entwicklung der Bildung von Rispen und des potenziellen neuen Sameneintrages über fünf Rotationen. Variable n, da nur Populationen mit Rispendichten > 0 und Sameneintrag > 0 in den Boxplots.	83
Abbildung 5-4: Ergebnisse der Simulationen mit dem Basismodell. Die simulierten Verluste neuer keimfähiger Samen, die nach der Ernte im Feld verblieben (Getreidekulturen) sowie der über die Anbausaison im Boden verloren gehenden Samen (Rüben) (oben) und die simulierte Entwicklung der Samenbank am Ende einer jeden Saison (unten).	84

Abbildung 5-5: Vergleich der simulierten und beobachteten Dichten der juvenilen <i>A. spica-venti</i> im Frühjahr in der Markt-Fruchtfolge.	85
Abbildung 5-6: Vergleich der simulierten und beobachteten Dichten der juvenilen <i>A. spica-venti</i> im Frühjahr in der Futterbau-Fruchtfolge.....	86
Abbildung 5-7: Vergleich der simulierten und beobachteten Dichten der Rispen von <i>A. spica-venti</i> in den Getreidekulturen der Markt-Fruchtfolge.	86
Abbildung 5-8: Vergleich der simulierten und beobachteten Dichten der Rispen von <i>A. spica-venti</i> in den Getreidekulturen der Futterbau-Fruchtfolge.	87
Abbildung 6-1: Dosis-Wirkungs-Beziehung der drei mit Iodosulfuron behandelten sensitiven Standards.	98
Abbildung 6-2: Kumulierter Auflauf der vier geprüften Populationen. Dargestellt ist die gesamte Spannweite in Form von Boxplots: der Median (schwarzer Punkt), die Box mit 50% der Werte (durchgezogene Linie), die oberen und unteren Antennen (gestrichelte Linie) sowie die Ausreißer (offene Kreise).	99
Figure 7-1: Geographical locations of samples across Germany.	107
Figure 7-2: Isoproturon ED ₅₀ estimates (points) with 95% confidence intervals (bars).....	112
Abbildung 8-1: Das PERTH-Modell angepasst auf <i>A. spica-venti</i> in der Fruchtfolge Rüben (R) – Winterweizen (W) – Wintergerste (G). (nach Renton et al. (2011), verändert).	129
Abbildung 8-2: Die Entwicklung der Pflanzendichten. Populationen ohne R-Allele. (A) vor der Aussaat der Kulturen, (B) nach der Aussaat und (C) vor der Ernte. P1...P4 = Population 1 bis 4.....	131
Abbildung 8-3: Entwicklung der S- (A) und RS (B)-Genotypen in der Bodensamenbank, wenn in den initialen Populationen keine R-Allele vorhanden waren.....	132
Abbildung 8-4: Entwicklung der Frequenzen der vier resistenzinduzierenden Allele mit Ausgangsfrequenzen von (A) R-Allel 1: 0,005, (B) R-Allel 2: 0,01, (C) R-Allel 3: 0,015 und (D) R-Allel 4: 0,02. P1...P4 = Population 1 bis 4.	133
Abbildung 8-5: Bodensamenbank aufgeteilt nach den S-(A), R-(B) und RS-(C) Genotypen, P1...P4 = Population 1 bis 4.	134
Abbildung 8-6: Die Entwicklung der Pflanzendichten (A) vor der Aussaat der Kulturen, (B) nach der Aussaat und (C) vor der Ernte. P1...P4 = Population 1 bis 4.	135

Tabellenverzeichnis

Table 2-1: Management characteristics of the rotations	16
Tabelle 3-1: Mediane des Bodensamenvorrates (Samen/m ² , 0-25 cm Tiefe) von <i>A. spica-venti</i> zusammengefasst für die fünf durchlaufenen Rotationen des Versuches. χ^2 kennzeichnet signifikante Unterschiede in der Verteilung zwischen den Gruppen ($\alpha = 0,05$, kritischer Wert: $\chi^2_{4;0,95} = 9,49$, KRUSKAL-WALLIS). Gruppen mit gleichen Buchstaben zeigen keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung. 29	
Tabelle 3-2: Die Dichte von <i>A. spica-venti</i> im Frühjahr und vor der Ernte in den Getreidekulturen (Median Pflanzen/m ²). χ^2 kennzeichnet signifikante Unterschiede in der Verteilung zwischen den Gruppen ($\alpha = 0,05$, kritischer Wert: $\chi^2_{4;0,95} = 9,49$, KRUSKAL-WALLIS). Gruppen mit gleichen Buchstaben zeigen keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung. Erhebungen im Frühjahr auf 0,125 m ² (n = 216), vor der Ernte auf 0,5 m ² (n = 36).	32
Tabelle 3-3: Mediane für die Samenbildung der Probepflanzen der einzelnen SBKL von Winterweizen und Wintergerste für die Jahre 1992 bis 1996. χ^2 kennzeichnet signifikante Unterschiede in der Verteilung zwischen den Gruppen ($\alpha = 0,05$, kritischer Wert: $\chi^2_{4;0,95} = 9,49$, KRUSKAL-WALLIS). Gruppen mit gleichen Buchstaben zeigen keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung.	34
Tabelle 3-4: Merkmale der <i>A. spica-venti</i> Probepflanzen. χ^2 -Werte kennzeichnen signifikante Unterschiede in der Verteilung zwischen den Gruppen (KRUSKAL-WALLIS). Gruppen mit gleichen Buchstaben zeigten keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung, $\alpha = 0,05$	35
Tabelle 3-5: Zusammenhang zwischen der Samenanzahl pro Pflanze und pro Haupttrieb sowie einigen Pflanzenmerkmalen und der Schätzung der Samenbildungs-kategorie ($\alpha = 0,05$, SPEARMAN).	36
Tabelle 3-6: Keimfähigkeiten von <i>A. spica-venti</i> Samen unterschiedlicher Herkunft. Samen aus den Jahren 1992 bis 1995. (χ^2 -Test mit den absoluten Häufigkeiten gekeimter – nicht gekeimter Samen; $\alpha = 0,05$, kritische Werte: $\chi^2_{1;0,95} = 3,84$, $\chi^2_{2;0,95} = 5,99$, $\chi^2_{3;0,95} = 7,81$, $\chi^2_{4;0,95} = 9,49$).	37
Tabelle 4-1: Die Ergebnisse der mit den statistischen Modellen ermittelten Schätzwerte mit den Standardfehlern in der Form des Modells mit Achsenabschnitt und Steigung. Werte auf der modellierten Ebene.	59
Tabelle 5-1: Parameterwerte des Basismodells. Werte in den Gleichungen der Form $a + b \cdot x$ bzw. $a + b \cdot x + c \cdot x^2$ wie berechnet auf log-transformierter Ebene. SE_a, SE_b und SE_c Standardfehler für Achsenabschnitt und Steigung.	78
Tabelle 5-2: Angaben zum Versuch des Vergleichsdatensatzes.	80
Tabelle 6-1: Teilnehmende Einrichtungen, untersuchte Referenzpopulationen und deren Herkunft.	96
Table 7-1: Herbicides and dosages tested in the two surveys.	110
Table 7-2: Parameters values from the logistic model fitted to dose-response data for the field samples and the susceptible reference treated with a series of doses of isoproturon. (Standard errors in parentheses).....	113
Table 7-3: Herbicide efficacy of the labelled dose based on fresh biomass weights and resistance classification of the two surveys in the summers 2007 and 2009.	115
Table 7-4: Associations between management variables in the sampled fields (no = absence, yes = presence) and resistance occurrence (resistance, no resistance) to all herbicides tested in the two surveys.	117
Tabelle 8-1: Populationsdynamische Parameterwerte für <i>A. spica-venti</i>	130

1 Allgemeine Einleitung

Weltweit werden etwa 250 der 8.000 als Unkraut geltenden Pflanzenarten als wichtig für die globale Landwirtschaft angesehen (HOLM 1991). Unkräuter begleiten den Anbau von Kulturpflanzen. Sie konkurrieren mit ihnen um Ressourcen und können dadurch Qualität und Quantität der angebauten Kultur mindern (OERKE 2006).

Der Schlüssel zum erfolgreichen Überleben für Unkräuter ist ihre Anpassungsfähigkeit an die ackerbaulichen Bedingungen, die ständigen Störungen, zu denen es in einem Feld kommt (RADOSEVICH et al. 2007). Unkräuter sind in gewisser Weise ein Ergebnis anthropogen induzierter Evolution (NEVE et al. 2009). Die Intensivierungsmaßnahmen, die den Kulturpflanzen dienen soll(t)en, werden in der gleichen Weise von Unkräutern genutzt. Primär bestimmt zwar der Bodentyp das Vorkommen von Arten, standortverändernde Maßnahmen wie Düngung, Kalkung, Bodenbearbeitung aber auch Aussaat- und Erntetermine oder Fruchtfolgen können die potenzielle Unkrautflora eines Standortes signifikant modifizieren (STOATE et al. 2001, RADOSEVICH et al. 2007).

Die Agrarproduktion ist heute vielerorts gekennzeichnet durch eine

- zunehmende Tendenz zur Spezialisierung einzelner Betriebe einhergehend mit einer Zunahme der mittleren Größe landwirtschaftlicher Betriebe (STOATE et al. 2001),
- enge Fruchtfolgen mit einem hohen Anteil von Winterungen (LORENZ et al. 2013),
- der Anwendung stark selektiv wirkender Herbizide mit der Entwicklung von Resistenzen,
- einer Unkrautflora, die an Diversität verloren hat – und auch zu einem Rückgang der Diversität anderer Taxa beigetragen hat (MARSHALL et al. 2003, STORKEY & WESTBURY 2007, STORKEY et al. 2010, STOATE et al. 2009)
- und Unkräutern – insbesondere einige Grasarten – die von all diesen Entwicklungen profitieren (ANDREASEN & STRYHN 2008, 2012).

1.1 *Apera spica-venti* – Bedeutung als Ackerunkraut

„One year’s seeding, seven years weeding“ – geflügelte Worte, die auf viele Unkräuter passen, aber vielleicht im besonderen Maße auf *Apera spica-venti*. Seit mehr als 100 Jahren gilt *A. spica-venti* als eines der wichtigsten Schadgräser in mitteleuropäischen Wintergetreidekulturen (PIEPER 1912, BUCHLI 1936, SCHROEDER et al. 1993). Ursprünglich

eine Art der submediterranen bis temperierten Regionen Europas (HOLZNER & IMMONEN 1982), breitet die Art sich seit vielen Jahren nicht nur stetig aus, sondern hat auch im Besatz je Flächeneinheit zugenommen (KEES 1968, ROLA 1968, 1975, AAMISEPP & AVHOLM 1970, FEYERABEND et al. 1978, RÖDER et al. 1984, RÖDER et al. 1986, OTTE 1990, ARLT 1995, MILBERG & ANDERSSON 2006, SOUKUP et al. 2006, ANDREASEN & STRYHN 2008, 2012). Das Verbreitungsgebiet ist nicht mehr nur auf den nord-, mittel- und osteuropäischen Raum begrenzt. Vermutlich verunreinigtes Saatgut sorgte für die weitere Verbreitung, so dass *A. spica-venti* mittlerweile auch in Großbritannien und Nordamerika häufig vorkommt (MCNEILL 1981, FROUD-WILLIAMS & CHANCELLOR 1982, WARWICK et al. 1985, ZILKEY & CAPELL 1990, NORTHAM & CALLIHAN 1992, CHOMAS & KELLS 2001). Mit einer weiteren Ausbreitung wird gerechnet (WEBER & GUT 2005).

Während das Vorkommen von *Alopecurus myosuroides*, dem zweiten wichtigen mitteleuropäischen Ungras, stark gebunden ist an lehmige und tonige Standorte (MÜLLVERSTEDT 1963), ist *A. spica-venti* weniger spezifiziert bezüglich der Ansprüche an eine Hauptbodenart. RÖDER et al. (1984) fanden einen doppelt so hohen Besatz mit *A. spica-venti* im Wintergetreide auf sandigen Standorten als auf Löss. Für HANZLIK & GEROWITT (2011) trat die Art im Winterraps als ein Indikator für saure, sandige Böden auf. Andere Autoren fanden dagegen keinen Zusammenhang zwischen dem Vorkommen und den Standortbedingungen (PIEPER 1912, ANDREASEN & STRYHN 2008, 2012, FRITZSCHE et al. 2012).

Eine umfassende Darstellung der Biologie von *A. spica-venti* geben PIEPER (1912), WARWICK et al. (1985), NORTHAM & CALLIHAN (1992). Für eine bessere Einordnung werden an dieser Stelle die wichtigsten Punkte der phänologischen Entwicklung nachgezeichnet.

Keimung und Auflauf von *A. spica-venti* sind an winterannuelles Leben gebunden. Der Hauptauflaufzeitraum erstreckt sich – nach einer kurzen Dormanzphase im Hochsommer – vom Spätsommer bis in den Winter hinein (KAMPE 1975, WALLGREN & AVHOLM 1978, ANDERSSON & ÅKERBLOM ESPEBY 2009). Das Auftreten von *A. spica-venti* ist daher auf die Winterkulturen konzentriert, insbesondere Wintergetreide (SCHROEDER et al. 1993, ANDREASEN & STRYHN 2008, 2012) und Winterraps (HANZLIK & GEROWITT 2011). Gelegentlich kommt *A. spica-venti* auch in frühgesäten Sommerungen wie Zucker- und Futterrüben oder Sommergetreide vor (BUCHLI 1936, FEYERABEND et al. 1978, SOUKUP et al., 2006, ANDREASEN & STRYHN 2008, 2012). Der limitierende Faktor ist dabei eher die Feuchtigkeit in der Bodenkrume als die Temperatur (LAUER 1953, MÜLLVERSTEDT 1963,

KOCH 1969, AAMISEPP & AVHOLM 1970, WALLGREN & AAMISEPP 1977, ANDERSSON & ÅKERBLOM ESPEBY 2009).

Bis zur Anthese entwickelt sich *A. spica-venti* genauso schnell oder etwas langsamer als Winterweizen (OTTE 1990). *A. spica-venti* und die Wintergetreidekulturen blühen etwa zeitgleich, aber das Gras kann die Kultur während der letzten Phase im phänologischen Zyklus überwachsen (FERENC 1991). Das Überwachsen der Kultur fördert die Samenbildung bei *A. spica-venti* (AMMON 1979, AMMON & KUNZ 1982, FRANZ et al. 1990, MELANDER 1995). Die Samenproduktion kann sehr variabel sein (HAGEMEISTER & HEITEFUSS 1988, MELANDER 1995). Werte zwischen 1.000 und 6.000 Samen pro Pflanze werden häufig für den Winterweizen genannt, einzelne Pflanzen können aber auch bis zu 12.000 oder mehr Samen produzieren (PIEPER 1912, HEITEFUSS et al. 1990).

Das Schadpotenzial von *A. spica-venti* macht sich insbesondere in den Wintergetreidekulturen bemerkbar. Die Düngung der Kulturen kann *A. spica-venti* gleichermaßen wie die Kultur für sich nutzen (FRANZ et al. 1990, PYSEK & LEPS 1991, PALLUTT & MOLL 2008). Die wirtschaftliche Schadensschwelle wird – je nach Kultur – mit 20 bis 30 Pflanzen/m² angegeben (GEROWITT & HEITEFUSS 1990, KÖTTER 1991, GEROWITT 1992). Die Ertragsverluste, die bis zu 30 % betragen können, werden in erster Linie durch hohe Populationsdichten von *A. spica-venti* verursacht (KEES 1968, RODER et al. 1984, MELANDER 1995, KLEM & VANOVA 2000, MELANDER et al. 2008, FRITZSCHE et al. 2012).

Die Dichte von *A. spica-venti* nimmt mit zunehmendem Anteil von Winterungen (insbesondere Wintergetreide) in der Fruchtfolge und bei nicht-wendender Bodenbearbeitung (Anreicherung der Unkrautsamen in der obersten Bodenschicht) zu (PALLUTT 1999, MELANDER et al. 2008, PALLUTT & MOLL 2008).

Neben den direkten Ertragseinbußen kann sich eine hohe Besatzdichte von *A. spica-venti* in mehrfacher Hinsicht nachteilig auswirken. *A. spica-venti* kann die Abreife des Getreidebestandes, z.B. der Wintergerste, verzögern. Grüne Halme erschweren den Mäh- und Druschvorgang, aber auch die Kornfeuchte und der Fremdbesatz werden erhöht (RODER et al. 1986). Es sind aber nicht nur die im Feld stehenden Halme von *A. spica-venti*, die Ertragseinbußen bedingen, sondern ebenso die von KEES (1968) benannten Aspekte:

- der Auflaufzeitpunkt im Verhältnis zur Entwicklung der Kultur (Früh- oder Spätkeimer),
- die Düngungsintensität (schwach gedüngte Bestände seien weniger konkurrenzstark),
- die Bodenart (auf leichteren Böden wurden größere Ertragseinbußen festgestellt)

- und die Sommerfeuchtigkeit des Bodens (starke Sommertrockenheit erhöht die Ertragsminderung durch Wasserentzug).

Darüber hinaus kann *A. spica-venti* anderweitig schädigen, da die Art als Wirtspflanze für pflanzenparasitäre Nematoden (*Pratylenchus neglectus*, *Heterodera avenae*), Pilze (*Pseudocercospora herpotrichoides*, *Ophiobolus graminis*) und das Weizenverzwergungsvirus (WDV) auftritt (BUHR 1978, VACKE & CIBULKA 1999, RAMSELL et al. 2008) und in der Epidemiologie dieser Arten wahrscheinlich eine große Rolle spielt.

1.2 Die Entwicklung von Resistenzen gegenüber Herbiziden

Das Management von Unkräutern ist in der konventionellen Landwirtschaft durch ein intensives Herbizidmanagement gekennzeichnet (BUHLER 2003). Seit vielen Jahren ist der Einsatz von Herbiziden in Deutschland auf einem gleichbleibend hohen Niveau (ROßBERG 2013) und auch wenn eine ganze Reihe von Wirkstoffen für ein ausgewogenes Unkrautmanagement zur Verfügung stehen, setzen Landwirte bevorzugt nur einige wenige zur Kontrolle ein (FREIER et al. 2012).

Die Anzahl der Wirkstoffe, gegen die Resistenzen aufgebaut wurden, hat ebenso zugenommen, wie die Anzahl der Unkrautarten und Biotypen, für die Resistenzen bestätigt worden sind (HEAP 2014). Die Problematik könnte sich allgemein verschärfen, wenn Umweltschutzaufgaben aber auch Resistenzen zu einer weiteren Reduzierung der am Markt angebotenen herbiziden Wirkstoffe und Wirkmechanismen führen. Mittelfristig ist nicht mit der Verfügbarkeit eines komplett neuen Wirkmechanismus für die Unkrautkontrolle zu rechnen (RÜEGG et al. 2007, BOMGARDNER 2011, DUKE 2012a, 2012b, KRAEHMER 2012). Die Entwicklung von Resistenzen sollte ernst genommen werden und stellt für alle Beteiligten zunehmend eine Herausforderung dar (LEONARD 1997, BUSI et al. 2013, SERVICE 2013). Herbizidresistenz kann sich auf drei Ebenen äußern:

- als biologisches Problem
- als technologisches Problem
- als ein Problem des menschlichen Verhaltens.

Herausragende Beispiele für Gräser, die umfassend Resistenzen entwickelt haben, sind *Lolium rigidum* oder *Alopecurus myosuroides* (OWEN et al. 2007, DÉLYE et al. 2010, ROSENHAUER et al. 2013). Es gibt Anzeichen, dass sich auch *Apera spica-venti* zu einer weiteren Resistenz-Risiko-Art entwickeln kann (ULBER et al. 2013).

Trotz der Fülle an bestätigten Resistenzfällen und intensiver Forschung seit Jahrzehnten gibt es noch viele offene Fragen (POWLES & YU 2010, YU & POWLES 2014). Eine Möglichkeit zur Aufklärung ist die Durchführung von Feldversuchen (CHAUVEL et al. 2009, RUMMLAND et al. 2012), eine andere die Nutzung von Simulationsmodellen (NEVE et al. 2010, MANALIL et al. 2012). Basis für Letzteres ist eine umfassende Kenntnis über Biologie und Populationsdynamik der betreffenden Unkrautart aber auch der resistenzinduzierenden Faktoren, die dem Herbizid und der agronomischen Bewirtschaftung inne wohnen. Mitunter kann es durch eine retrospektive Analyse gelingen, einen Zusammenhang zu bestimmten Managementmaßnahmen, konkreten Faktoren, die die Entwicklung forciert haben, herzustellen (LLEWELLYN & POWLES 2001, MENNE et al. 2008, HESS et al. 2012).

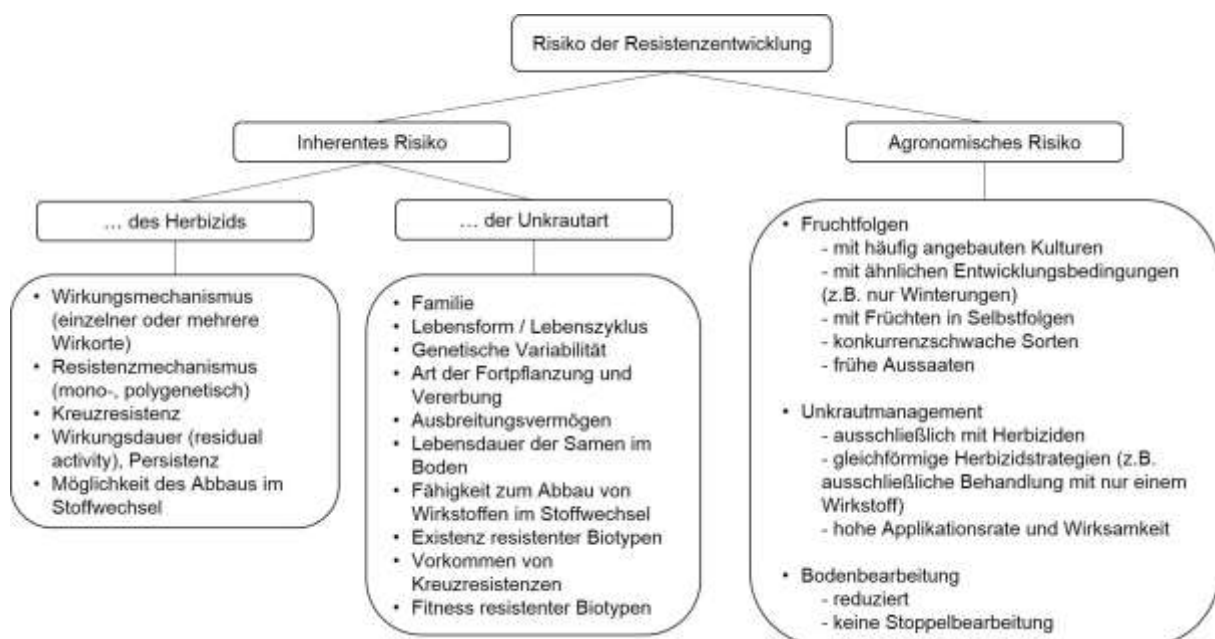


Abbildung 1-1: Risikofaktoren, die die Entwicklung von Herbizidresistenz fördern (nach ANONYMUS 2003, POWLES & YU 2010).

Einen Eindruck davon, wie komplex und umfassend eine Analyse möglicher Faktoren sein kann, gibt **Abbildung 1-1** auf der Basis der von der EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization) verfassten Resistenz-Risiko-Analyse (Anonymus, 2003). Die Faktoren wirken nicht isoliert und auch nicht in jedem Fall. Es handelt sich einerseits um Faktoren agronomischer Art, andererseits um dem Unkraut und dem Herbizid inherente Faktoren (LEONARD 2000). Die Wirkstoffe unterscheiden sich in ihren Charakteristika (Unkrautkontrollspektrum, Wirksamkeit, Persistenz) und können daher in unterschiedlicher Weise für Resistenz selektieren. Die agronomischen Praktiken können das dem Wirkstoff und

der Unkrautart bereits eigene Risiko erhöhen. Das agronomische Risiko beeinflusst den Selektionsdruck, der zur Entwicklung von Resistenz führt. Das agronomische Risiko selber wird wiederum beeinflusst von Eigenschaften der Kulturpflanze, der geographischen Region und den Anwendungsmustern des Wirkstoffs. Das Risiko, Resistenzen zu entwickeln, ist spezifisch für eine bestimmte Unkrautart gegen einen bestimmten Wirkstoff in einer bestimmten agronomischen Situation (ROTTEVEEL et al. 1997, ROTTEVEEL et al. 2011).

1.3 Zielsetzung und Fahrplan der Dissertation

In den beiden vorangegangenen Abschnitten wurde die Bedeutung von *A. spica-venti* als eines der wichtigsten Ungräser im mitteleuropäischen Ackerbau und das zunehmende Risiko von Resistenzentwicklungen gegenüber Herbiziden herausgestellt. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Populationsdynamik von *A. spica-venti* umfassend zu erklären und zu bewerten sowie mit der Entwicklung von Herbizidresistenzen in Zusammenhang zu bringen. In den Kapiteln 2 bis 8 werden beide Themenbereiche gleichermaßen behandelt. Am Ende der Dissertation werden die dynamischen und genetischen Aspekte in *A. spica-venti* Populationen evaluiert und verbindend analysiert (**Abbildung 1-2**).

In Kapitel 2 wird anhand der Daten eines langjährigen Versuches des Julius Kühn-Institutes auf dem Versuchsfeld Dahnsdorf die Entwicklung von *A. spica-venti* in Abhängigkeit der Fruchtfolge und der Höhe der Stickstoffdüngung untersucht.

Die umfassenden Untersuchungen zur Populationsdynamik von *A. spica-venti* (Kapitel 3 bis 5) basieren auf den Daten eines 15jährigen Feldversuches, der von 1981 bis 1996 von der Universität Göttingen durchgeführt worden ist. Sowohl die mittlerweile verfügbaren statistischen Methoden als auch der Fortschritt der Rechentechnik erlauben erstmals die umfassende Auswertung des Datenmaterials. Mit dieser Arbeit wird damit auch ein deutlicher Beitrag zur Erweiterung des Wissens über die Dynamik von *A. spica-venti* in einem praxisnahen Anbausystem geleistet.

Die Analyse der Populationsdynamik von *A. spica-venti* wird auf der Basis des Feldversuches schrittweise verallgemeinert. Zunächst wird evaluiert, wie schnell und nachhaltig sich eine unterlassene Kontrolle in den Wintergetreiden in der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste auf die Entwicklung einer spezifischen *A. spica-venti* Population auswirken kann (Kapitel 3). Auf dieser Basis wurden populationsdynamische Parameter geschätzt (Kapitel 4), mit denen ein stochastisches Simulationsmodell zur Populationsdynamik von *A.*

spica-venti entwickelt und parametrisiert wurde (Kapitel 5). Für die Überprüfung des populationsdynamischen Modells wurden die vom Julius Kühn-Institut zur Verfügung gestellten Daten genutzt (vgl. Kapitel 2).

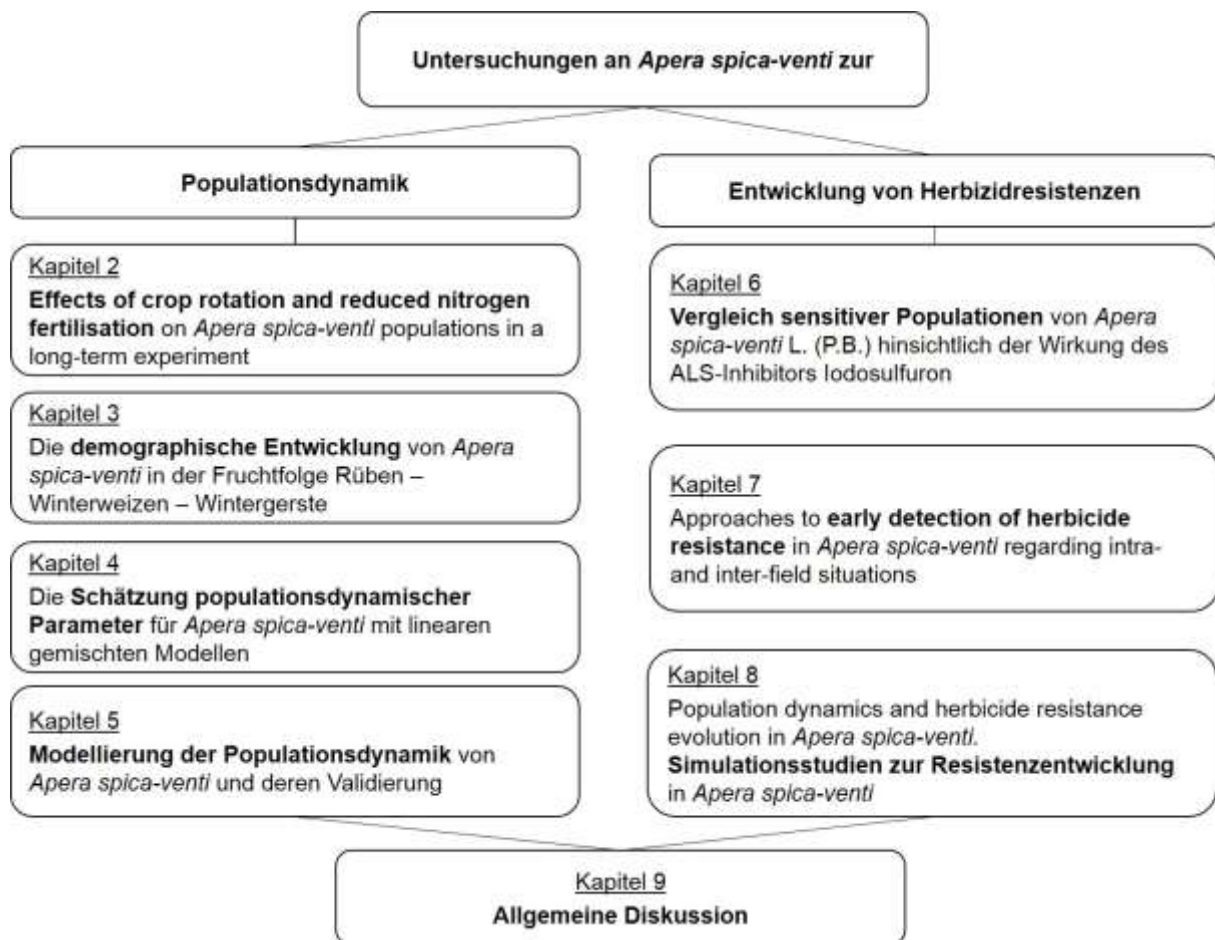


Abbildung 1-2: Fahrplan der Dissertation.

Eigene Untersuchungen zur Entwicklung von Herbizidresistenzen sind Gegenstand des zweiten Teils der vorliegenden Arbeit (**Abbildung 1-2**). Im Fokus steht dabei die Nutzung vorhandener Methoden zur frühzeitigen Entdeckung von Resistenzentwicklungen.

Dafür wird zunächst geklärt, wie sensitiv die in Resistenzuntersuchungen mitgeführten Referenzpopulationen im Vergleich verschiedener Testlabore sind (Kapitel 6). Auf dieser Basis können einerseits die Ergebnisse aus verschiedenen Untersuchungen miteinander verglichen werden, aber auch Entwicklungen hin zu zunehmenden Resistenzen in einzelnen Populationen besser eingeschätzt werden.

In einem zweijährigen Monitoring zum Resistenzstatus in nord- und ostdeutschen Populationen wurde in der Praxis erprobt, inwiefern die Vorauswahl von Populationen anhand

des Managements in den Feldern und anhand der Einschätzung der Landwirte uns auf die Spuren beginnender Resistenzentwicklungen führen können (Kapitel 7).

Die Entwicklung von Resistenzen wird durch eine Vielzahl miteinander interagierender Faktoren bestimmt, deren individueller Einfluss, wie auch Wechselwirkungen zwischen ihnen, in Simulationsmodellen untersucht werden können. PERTH (Polygenic Evolution of Resistance to Herbicides) ist ein stochastisches Simulationsmodell, mit dem die Entwicklung polygenetisch vererbter Resistenzen dargestellt werden kann (RENTON et al. 2011). Das Modell wurde für die vorliegende Arbeit nachgeschrieben und für *A. spica-venti* in einem mitteleuropäischen Anbausystem modifiziert. In Simulationsstudien wurde die Entwicklung von Resistenzen in *A. spica-venti* innerhalb der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste untersucht (Kapitel 8).

1.4 Literatur

- Aamissepp, A. & Avholm, K. (1970). *Apera spica-venti* in Sweden: Occurrence, biology and control. *Proc. 10th British Weed Control Conference*, 50–55.
- Ammon, H. U. (1979). Lichtverhältnisse in Beständen verschiedener Kulturpflanzen resp. Sorten im Verlaufe der Vegetationsperiode und ihre Auswirkungen auf einige Unkräuter. *Proc. EWRS Symposium. The influence of different factors on the development and control of weeds* (pp. 257–263).
- Ammon, H. U. & Kunz, P. (1982). Einfluss der Konkurrenzkraft kurzhalbmiger Getreidesorten auf die Entwicklung einiger Unkräuter. *Mitteilungen für die Schweizerische Landwirtschaft*, 30, 12–17.
- Andersson, L. & Åkerblom Espeby, L. (2009). Variation in seed dormancy and light sensitivity in *Alopecurus myosuroides* and *Apera spica-venti*. *Weed Research*, 49, 261–270.
- Andreasen, C. & Stryhn, H. (2008). Increasing weed flora in Danish arable fields and its importance for biodiversity. *Weed Research*, 48, 1–9.
- Andreasen, C. & Stryhn, H. (2012). Increasing weed flora in Danish beet, pea and winter barley fields. *Crop Protection*, 36, 11–17.
- Anonymus. (2003). Efficacy evaluation of plant protection products. Resistance risk analysis. *EPPO Bulletin*, 33, 37–63.
- Arlt, K., Enzian, S. & Pallutt, B. (1995). Verbreitung landwirtschaftlich wichtiger Unkrautarten in den östlichen Bundesländern Deutschlands. *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft*, 312, 1–77.
- Bomgardner, M. M. (2011). Germinating pesticides. Chemical firms change course in the search for new products for agriculture. *Chemical & Engineering News*, 89, 13–17.

- Buchli, M. (1936). Oekologie der Ackerunkräuter der Nordostschweiz. Bern: Hans Huber.
- Buhler, D. D. (2003). Weed biology, cropping systems, and weed management. *Journal of Crop Production*, 8, 245–270.
- Buhr, L. (1978). Merkblatt des Pflanzenschutzes. Der Windhalm und seine Bekämpfung.
- Busi, R., Vila-Aiub, M. M., Beckie, H. J., Gaines, T. A., Goggin, D. E., Kaundun, S. S., ... Powles, S. B. (2013). Herbicide-resistant weeds: from research and knowledge to future needs. *Evolutionary Applications*, 6, 1218–1221.
- Chauvel, B., Guillemain, J. & Colbach, N. (2009). Evolution of a herbicide-resistant population of *Alopecurus myosuroides* Huds. in a long-term cropping system experiment. *Crop Protection*, 28, 343–349.
- Chomas, A. J. & Kells, J. J. (2001). Common windgrass (*Apera spica-venti*) control in winter wheat (*Triticum aestivum*). *Weed Technology*, 15, 7–12.
- Délye, C., Michel, S., Bérard, A., Chauvel, B., Brunel, D., Guillemain, J.-P., ... Dessaint, F. (2010). Geographical variation in resistance to acetyl-coenzyme A carboxylase-inhibiting herbicides across the range of the arable weed *Alopecurus myosuroides* (black-grass). *New Phytologist*, 186, 1005–1017.
- Duke, S. O. (2012a). A time for herbicide discovery. *Pest Management Science*, 68, 493.
- Duke, S. O. (2012b). Why have no new herbicide modes of action appeared in recent years? *Pest Management Science*, 68, 505–512.
- Ferenc, S. (1991). Fenológiai vizsgálatok a nagy széltippan (*Apera spica-venti* L. (P. B.) gymmnövényen. The development of *Apera spica-venti* L. (P. B.). *Botanikai Közlemények*, 78, 113–125.
- Feyerabend, G., Buhr, L. & Marx, J. (1978). Effektive Bekämpfung von Problemunkräutern unter Berücksichtigung ihres Auftretens im Jahre 1977 und Schlußfolgerungen für die Unkrautbonitur 1978. *Feldwirtschaft*, 19, 73–77.
- Franz, K., Kaiser, F. & Gerowitt, B. (1990). Wirkung unterschiedlich hoher Stickstoffdüngung auf Entwicklung und Samenproduktion ausgewählter Unkrautarten im Winterweizen. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Sonderheft, XIII*, 127–135.
- Freier, B., Sellmann, J., Strassemer, J., Schwarz, J., Klocke, B., Moll, E., ... Wagner, C. (2012). Netz Vergleichsbetriebe Pflanzenschutz. Jahresbericht 2011. Analyse der Ergebnisse der Jahre 2007 bis 2011. *Berichte aus dem Julius Kühn-Institut*, 166, 108.
- Fritzsche, R., Seemann, E., Werner, B., Mol, F. De & Gerowitt, B. (2012). Informationsgewinn aus Herbizidversuchen - Auswertung von Feldversuchen der Bezirksstelle Hannover aus den Jahren 2003 – 2009. *Julius-Kühn-Archiv*, 434, 409–416.
- Froud-Williams, R. J. & Chancellor, R. J. (1982). A survey of grass weeds in cereals in central southern England. *Weed Research*, 22, 163–171.
- Gerowitt, B. & Heitefuss, R. (1990). Weed economic thresholds in cereals in the Federal Republic of Germany. *Crop Protection*, 9, 323–331.

- Gerowitt B. (1992). Dreijährige Versuche zur Anwendung eines computergestützten Entscheidungsmodells zur Unkrautbekämpfung nach Schadensschwellen im Winterweizen. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal for Plant Diseases and Protection. Sonderheft XIII*, 301-310.
- Hagemeister, H. & Heitefuss, R. (1988). Ein Beitrag zur Populationsdynamik und Samenbildung von Windhalm, *Apera spica-venti*. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Sonderheft, XI*, 83–89.
- Hanzlik, K. & Gerowitt, B. (2011). The importance of climate, site and management on weed vegetation in oilseed rape in Germany. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 141, 323–331.
- Heap, I. (2014). The International Survey of Herbicide-Resistant Weeds. Available from URL: www.weedscience.org. Accessed 07 November 2014.
- Heitefuss, R., Bodendörfer, H., Gerowitt, B. & Kaiser, F. (1990). Langfristige Entwicklung und Simulation einer Unkrautpopulation in der Fruchtfolge Rüben-Winterweizen-Wintergerste bei unterschiedlicher Häufigkeit der Bekämpfung. *Proc. EWRS Symposium. Integrated Weed Management in Cereals* (pp. 153–161). Helsinki.
- Hess, M., Beffa, R., Kaiser, J., Laber, B., Menne, H. & Strek, H. (2012). Status and development of ACCase and ALS inhibitor resistant black-grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) in neighboring fields in Germany. *Julius-Kühn-Archiv*, 434, 163–170.
- Holm, L. G. (1991). The world's worst weeds: distribution and biology (p. 609). Honolulu: East-West Center by the University Press of Hawaii.
- Holzner, W. & Immonen, R. (1982). The agrestal weed flora and vegetation of the world: examples and aspects. Europe: an overview. In: Holzner, W. & Numata, M. (Eds.), *Biology and ecology of weeds* (pp. 203–226). The Hague: Dr W Junk Publishers.
- Kampe, W. (1975). Zur Auflaufdynamik von Ackerfuchsschwanz (*Alopecurus myosuroides*) und Windhalm (*Apera spica-venti*) in der Pfalz 1970 bis 1974. *Gesunde Pflanzen*, 27, 133–138.
- Kees, H. (1968). Zur Konkurrenz zwischen Windhalm (*Apera spica-venti* P.B.) und Winterweizen. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Sonderheft, IV*, 71–74.
- Klem, K. & Vanova, M. (2000). Konkurrenzeffekt von *Elytrigia repens* und *Apera spica-venti* in Winterweizen und Möglichkeiten des Unkrautmanagements mit Sulfosulfuron. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Sonderheft, XVII*, 307–313.
- Koch, W. (1969). Einfluß von Umweltfaktoren auf die Samenphase annueller Unkräuter insbesondere unter dem Gesichtspunkt der Unkrautbekämpfung. Diss. Universität Hohenheim.
- Kötter, U. (1991). Entwicklung und Konkurrenzverhalten von Windhalm (*Apera spica-venti*) in Winterweizen und Winterroggen. *Gesunde Pflanzen*, 43, 184–189.

- Kraehmer, H. (2012). Innovation: Changing trends in herbicide discovery. *Outlooks on Pest Management*, 23, 115–118.
- Lauer, E. (1953). Über die Keimtemperatur von Ackerunkräutern und deren Einfluß auf die Zusammensetzung von Unkrautgesellschaften. *Flora*, 140, 551–595.
- Leonard, P. K. (1997). There has never been a better time or a greater need for resistance management. *Pesticide Science*, 51, 387–390.
- Leonard, P. K. (2000). Resistance risk evaluation, “a European regulatory perspective”. *Crop Protection*, 19, 905–909.
- Llewellyn, R. S. & Powles, S. B. (2001). High levels of herbicide resistance in rigid ryegrass (*Lolium rigidum*) in the wheat belt of Western Australia. *Weed Technology*, 15, 242–248.
- Lorenz, M., Fürst, C. & Thiel, E. (2013). A methodological approach for deriving regional crop rotations as basis for the assessment of the impact of agricultural strategies using soil erosion as example. *Journal of Environmental Management*, 127, S37–S47.
- Manalil, S., Renton, M., Diggle, A., Busi, R. & Powles, S. B. (2012). Simulation modelling identifies polygenic basis of herbicide resistance in a weed population and predicts rapid evolution of herbicide resistance at low herbicide rates. *Crop Protection*, 40, 114–120.
- Marshall, E. J. P., Brown, V. K., Boatman, N. D., Lutman, P. J. W., Squire, G. R. & Ward, L. K. (2003). The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research*, 43, 77–89.
- McNeill, J. (1981). Apera, silky-bent or windgrass, an important weed genus recently discovered in Ontario, Canada. *Canadian Journal of Plant Science*, 61, 479–485.
- Melander, B. (1995). Impact of drilling date on *Apera spica-venti* L. and *Alopecurus myosuroides* Huds. in winter cereals. *Weed Research*, 35, 157–166.
- Melander, B., Holst, N., Jensen, P. K., Hansen, E. M. & Olesen, J. E. (2008). *Apera spica-venti* population dynamics and impact on crop yield as affected by tillage, crop rotation, location and herbicide programmes. *Weed Research*, 48, 48–57.
- Menne, H. J., Wagner, J., Schleich-Saidfar, C., Hoppe, J. H., Zange, B. & Bartels, M. (2008). Target-site resistance in black-grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) to ACCase inhibiting herbicides in Northern Germany - Are there correlating factors in the agronomic production system? *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Special issue, XXI*, 31–36.
- Milberg, P. & Andersson, L. (2006). Evaluating the potential northward spread of two grass weeds in Sweden. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B. Soil and Plant Science*, 56, 91–95.
- Müllverstedt, R. (1963). Untersuchungen über die Keimung von Unkrautsamen in Abhängigkeit vom Sauerstoffpartialdruck. *Weed Research*, 3, 154–163.
- Neve, P., Vila-Aiub, M. & Roux, F. (2009). Evolutionary-thinking in agricultural weed management. *New Phytologist*, 184, 783–793.

- Neve, P., Norsworthy, J. K., Smith, K. L. & Zelaya, I. A. (2010). Modelling evolution and management of glyphosate resistance in *Amaranthus palmeri*. *Weed Research*, 51, 99–112.
- Northam, F. E. & Callihan, R. H. (1992). The windgrasses (*Aperas* Adans., Poaceae) in North America. *Weed Technology*, 6, 445–450.
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *Journal of Agricultural Science*, 144, 31–43.
- Otte, A. (1990). Die Entwicklung von Ackerwildkraut-Gesellschaften auf Böden mit guter Ertragsfähigkeit nach dem Aussetzen von Unkrautregulierungsmaßnahmen. *Phytocoenologia*, 19, 43–92.
- Owen, M. J., Walsh, M. J., Llewellyn, R. S. & Powles, S. B. (2007). Widespread occurrence of multiple herbicide resistance in Western Australian annual ryegrass (*Lolium rigidum*) populations. *Australian Journal of Agricultural Research*, 58, 711–718.
- Pallutt, B. (1999). Einfluß von Fruchtfolge, Bodenbearbeitung und Herbizidanwendung auf Populationsdynamik und Konkurrenz von Unkräutern in Wintergetreide. *Gesunde Pflanzen*, 51, 109–120.
- Pallutt, B. & Moll, E. (2008). Langzeitwirkungen reduzierter Herbizidaufwendungen auf Verunkrautung und Kornertrag von Wintergetreide in einem 12jährigen Dauerversuch. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Special issue, XXI*, 501–508.
- Pieper, H. (1912). Der Windhalm. Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftlichen Gesellschaft, 236, 21.
- Powles, S. B. & Yu, Q. (2010). Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology*, 61, 317–347.
- Pysek, P. & Leps, J. (1991). Response of a weed community to nitrogen fertilization: a multivariate analysis. *Journal of Vegetation Science*, 2, 237–244.
- Radosevich, S. R., Holt, J. S. & Ghersa, C. M. (2007). Ecology of weeds and invasive plants (third edition, p. 454). Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons.
- Ramsell, J. N. E., Lemmetty, A., Jonasson, J., Andersson, A., Sigvald, R. & Kvarnheden, A. (2008). Sequence analyses of Wheat dwarf virus isolates from different hosts reveal low genetic diversity within the wheat strain. *Plant Pathology*, 57, 834–841.
- Renton, M., Diggle, A., Manalil, S. & Powles, S. (2011). Does cutting herbicide rates threaten the sustainability of weed management in cropping systems? *Journal of Theoretical Biology*, 283, 14–27.
- Roder, W., Peters, I., Reinsch, B., Eggert, H. & Kalmus, A. (1984). Ergebnisse aus mehrjährigen Untersuchungen zum Einfluß der Bestandesdichte von Wintergetreidearten auf die Entwicklung des Windhalms (*Apera spica-venti* (L.) P.B.). *Nachrichtenblatt des Pflanzenschutzdienstes der DDR*, 38, 53–55.
- Roder, W., Eggert, H. & Kalmus, A. (1986). Zur Schädigung des Windhalms, *Apera spica-venti* (L.) P.B., bei Wintergetreide in Abhängigkeit vom Standort. *Nachrichtenblatt des Pflanzenschutzdienstes der DDR*, 40, 203–206.

- Rola, J. (1968). The problem of *Apera spica-venti* in Poland and research on its control in cereals. *Proceedings 9th British Weed Control Conference* (pp. 1083–1087). London.
- Rola, J. (1975). Die Verbreitung von *Apera spica-venti*, *Poa annua* und *Anthoxanthum aristatum* (Puelli) in Europa. *Proc. Symposium on Status, Biology and Control of Grassweeds in Europe* (pp. 55–69). Wageningen.
- Rosenhauer, M., Jaser, B., Felsenstein, F. G. & Petersen, J. (2013). Development of target-site resistance (TSR) in *Alopecurus myosuroides* in Germany between 2004 and 2012. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 120, 179–187.
- Roßberg, D. (2013). Erhebungen zur Anwendung von Pflanzenschutzmitteln in der Praxis im Jahr 2011. *Journal für Kulturpflanzen*, 65, 141–151.
- Rotteveel, T. J. W., De Goeij, J. W. F. M. & Van Gemerden, A. F. (1997). Towards the construction of a resistance risk evaluation scheme. *Pesticide Science*, 51, 407–411.
- Rotteveel, T., Jorgensen, L. N. & Heimbach, U. (2011). Resistance management in Europe: a preliminary proposal for the determination of a minimum number of active substances necessary to manage resistance. *EPPO Bulletin*, 41, 432–438.
- Rüegg, W. T., Quadranti, M. & Zoschke, A. (2007). Herbicide research and development: challenges and opportunities. *Weed Research*, 47, 271–275.
- Rummland, J., Kerlen, D., Nordmeyer, H. & Richter, O. (2012). The effects of different herbicide strategies on the genetic composition of *Apera spica-venti* (L.) P. Beauv. *Julius-Kühn-Archiv*, 434, 57–63.
- Schroeder, D., Mueller-Schaerer, H. & Stinson, C. S. A. (1993). A European weed survey in 10 major crop systems to identify targets for biological control. *Weed Research*, 33, 449–458.
- Service, R. F. (2013). What happens when weed killers stop killing? *Science*, 341, 1329.
- Soukup, J., Nováková, K., Hamouz, P. & Náместek, J. (2006). Ecology of silky bent grass (*Apera spica-venti* (L.) Beauv.), its importance and control in the Czech Republic. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Special issue, XX*, 73–80.
- Stoate, C., Boatman, N. D., Borralho, R. J., Carvalho, C. R., De Snoo, G. R. & Eden, P. (2001). Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*, 63, 337–365.
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N. D., Herzog, I., van Doorn, A., ... Ramwell, C. (2009). Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. *Journal of Environmental Management*, 91, 22–46.
- Storkey, J. & Westbury, D. B. (2007). Managing arable weeds for biodiversity. *Pest Management Science*, 63, 517–523.
- Storkey, A. J., Moss, S. R. & Cussans, J. W. (2010). Using assembly theory to explain changes in a weed flora in response to agricultural intensification. *Weed Science*, 58, 39–46.

- Ulber, L., Nordmeyer, H. & Zwerger, P. (2013). Resistance risk assessment within herbicide authorisation – a call for sensitivity data. *Pest Management Science*, 69, 160–164.
- Vacke, J. & Cibulka, R. (1999). Silky bent grass (*Apera spica-venti* [L.] Beauv.) - a new host and reservoir of wheat dwarf virus. *Plant Protection Science*, 35, 47–50.
- Wallgren, B. & Avholm, K. (1978). Dormancy and germination of *Apera spica-venti* L. and *Alopecurus myosuroides* Huds. seeds. *Swedish Journal of Agricultural Research*, 8, 11–15.
- Wallgren, B. E. & Aamissepp, A. (1977). Biology and control of *Alopecurus myosuroides* Huds. and *Apera spica-venti* L. *Proc. EWRS Symposium on the different Methods of Weed Control and their Integrations* (pp. 229–241). Uppsala.
- Warwick, S. I., Black, L. D. & Zilkey, B. F. (1985). Biology of Canadian weeds. 72. *Apera spica-venti*. *Canadian Journal of Plant Science*, 65, 711–721.
- Weber, E. & Gut, D. (2005). A survey of weeds that are increasingly spreading in Europe. *Agron Sustain Dev*, 25, 109–121.
- Yu, Q. & Powles, S. B. (2014). Resistance to AHAS inhibitor herbicides: current understanding. *Pest Management Science*, 70, 1340–1350.
- Zilkey, B. F. & Capell, B. B. (1990). Loose silky bentgrass (*Apera spica-venti*) control in fall rye (*Secale cereale*). *Weed Technology*, 4, 496–499.

2 Effects of crop rotation and reduced nitrogen fertilisation on *Apera spica-venti* populations in a long-term experiment

Andrea Schulz, Bernhard Pallutt & Bärbel Gerowitt

Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences. 2011. **76** (2), 479-484.

Summary

Apera spica-venti is one of the most serious annual grass weeds in Germany and may cause considerably yield losses in untreated fields. A long-term field experiment was conducted investigating the effects of crop rotation and nitrogen fertiliser use on *A. spica-venti* populations. A six-field cash-crop rotation with 67 % winter cereals and a six-field fodder crop rotation with 50 % winter cereals were studied.

The rate of tillering was in the fodder crop rotation significantly higher than in the cash crop rotation. The halving of nitrogen fertilizer dose caused a significant increase in the tillering rate. Most plants of *A. spica-venti* emerged in winter wheat. There was an increase of emerged *A. spica-venti* in winter wheat from year to year.

Key words: *Apera spica-venti*, reduced nitrogen fertilisation, long-term field experiment

2.1 Introduction

Apera spica-venti is one of the most abundant grass weeds on light-textured soils in Central and Eastern Europe. This grass weed prefers acid and light soils with sufficient water and nutrient supply. Plants reach heights of up to 130 cm. As a winter annual grass weed, the species is well adapted to the development of winter sowing crops. Main germination and emergence time is in autumn, but the species can also germinate in spring. Crop rotations with high percentage of winter wheat combined with reduced or no tillage practices and early sowing dates support a high infestation and spreading with *A. spica-venti* (MELANDER et al., 2008). It became one of the most serious annual grass weeds in Germany and may cause considerably yield losses in untreated fields (MELANDER et al. 2008).

In this paper we use data of a long-term field experiment to investigate the effects of crop rotation and limited herbicide and nitrogen fertiliser use on *A. spica-venti* population dynamics.

2.2 Materials and methods

2.2.1 Experimental design

The long-term field experiment was conducted at Julius Kühn-Institut, Federal Research Centre for Cultivated Plants, experimental station Dahnsdorf (Germany) between 1996 and 2007. A cash crop rotation with 67 % winter cereal and a fodder crop rotation with 50 % winter cereals were established in 1996. The site is characterized by an average annual temperature of 8.5 °C and middle annual precipitation of 526 mm. **Table 2-1** shows main characteristics of the experiment. For more details see PALLUTT (2004).

Table 2-1: Management characteristics of the rotations

Management	Cash Crop Rotation		Fodder Crop Rotation	
Rotation	Oilseed rape – winter wheat ¹ – winter rye – fallow (field peas) – winter wheat ² – winter barley		Oilseed rape – winter barley – alfalfa/clover/grass – winter rye – maize – winter wheat	
Pesticide intensity	Situation related dose	Half situation related dose	Situation related dose	Half situation related dose
Pesticide treatments	Untreated Fungicide (F) Herbicide (H) H + F	Untreated Fungicide (F) Herbicide (H) H + F	Untreated Fungicide (F) Herbicide (H) H + F	Untreated Fungicide (F) Herbicide (H) H + F
N fertilisation				
1 st rotation*	120-160 kg N/ha	60-80 kg N/ha	120-160 kg N/ha	60-80 kg N/ha
2 nd rotation*	100-120 kg N/ha		100-120 kg N/ha	

*1st rotation: 1997 – 2001, 2nd rotation: 2002 – 2007

Experimental design was a split-split-plot with 6 replications in the cash crop rotation and 4 replications in the fodder crop rotation. Pesticide use intensity was combined with nitrogen fertilisation intensity in the first rotation. Mineral N-fertilisers were applied. In the second rotation only pesticide intensity was split into treating full dose and half dose of each pesticide. Within each level of pesticide intensity four different levels of pesticide treatments were present: An untreated control, only herbicides, only fungicides or both herbicides and fungicides (**Table 2-1**). Emerged *A. spica-venti* plants were counted on 4 x 0.25 m² in every plot before herbicide application in autumn or respectively in spring. Panicles were counted in every plot right after cereal ear heading on 4 x 0.25 m².

2.2.2 Statistical analyses

Variability in *A. spica-venti* data was analysed using notched boxplots. If the notches of two plots do not overlap this is strong evidence that the two medians differ (CHAMBERS et al., 1983). KRUSKAL-WALLIS rank sum test were performed afterwards. All analysis was carried out using R software (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2008).

2.3 Results and discussion

2.3.1 Plant emergence and panicle development by rotation, fertilisation and crop

Regarding the differences between crop rotations and the influence of nitrogen fertiliser only untreated and with fungicide treated plots are considered.

On the level of the full recommended dose of fungicide and fertiliser over all years and crops in the cash crop rotation *A. spica-venti* plants 45 plants/m² (median) emerged and a median of 57 panicles/m² panicles developed. Plant emergence (median 37.5 plants/m²) and panicles development (53 panicles/m²) were not significantly different in the fodder crop rotation ($p = 0.07$ and $p = 0.78$).

The rate of tillering was in the fodder crop rotation (median 1.41 tillers/plant) significantly higher than in the cash crop rotation (median 1.12 tillers/plant, $p = 0.002$) (**Figure 2-1**). The half dose of fertiliser in the first rotation caused in both rotations (cash crop rotation: median 1.98 tillers/plant, fodder crop rotation: median 2.33 tillers/plant) significant higher tillering rates compared to the full dose (cash crop rotation: median 1.13 tillers/plant, fodder crop rotation: median 1.31 tillers/plant) ($p < 0.01$ and $p = 0.02$).

In the cash crop rotation the tillering rate differs significantly between crops ($p < 0.01$) (**Figure 2-1**). The highest rate was calculated in winter wheat 2 (median 1.55 tillers/plant), while this rate is 0.64 tillers/plant in winter barley. In the fodder crop rotation the highest tillering rate was found (median 1.93 tillers/plant) in winter barley. The tillering rates between the crops in the fodder crop rotation are not significantly different ($p=0.09$) (**Figure 2-1**). Compared to RÖDER et al. (1984) and KÖTTER (1991) who reported tillering rates of *A. spica-venti* between 1.4 and 5.7 tillers/plant, tillering rates in our data are low.

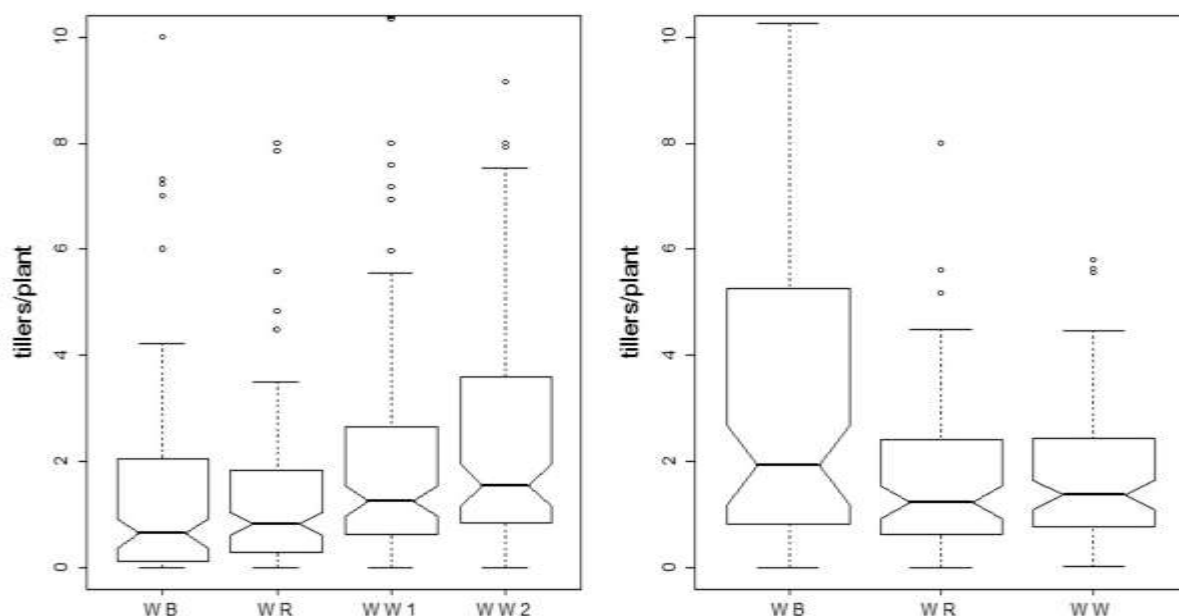


Figure 2-1: *A. spica-venti* (tillers/plant) by crops (full fertiliser dose, untreated plots, all years) in the cash crop rotation (left figure) and fodder crop rotation (right figure). Number of observations in the cash crop rotation per crop: winter barley n=128, winter rye n=123, winter wheat 1 and 2 n=124. Number of observations in the fodder crop rotation per crop n=88.

2.3.2 Plant emergence and panicle development in winter wheat

2.3.2.1 By treatments

In the winter wheat crops more *A. spica-venti* plants emerged before herbicide control than in the other cereals. In plots treated with herbicides significant fewer plants emerged and panicles developed (not shown). Compared to untreated plots (median 74 panicles/m²) significant more panicles developed in plots treated with fungicide (median 97 panicles/m²) ($p < 0.01$). Fungicide applications seem to support *A. spica-venti* panicles development and thus in the long-term plant emergence. Fungicides affect fungi diseases on crops and on grass weeds and thereby improve growth and development of both.

2.3.2.2 By years

Between 1997 and 2003 from year to year more *A. spica-venti* plants emerged in the winter wheat crops and reached a maximum in 2003 (**Figure 2-2**). In general more plants emerged in the second rotation after the change in the experimental fertilisation pattern (**Table 2-1**). Thus, increased nitrogen fertilisation improved the growth of both the grass weed and the winter wheat. Annual weather is known to influence emergence: RÖDER et al. (1984) reported a remarkable influence of the weather conditions between sowing date and spring on *A. spica-venti* population densities. MELANDER et al. (2008) found an increasing infestation at a site

with more humid climate compared to a site with less precipitation. However, in our data we could not detect weather-emergence patterns based on the recorded data (precipitation, daily temperature).

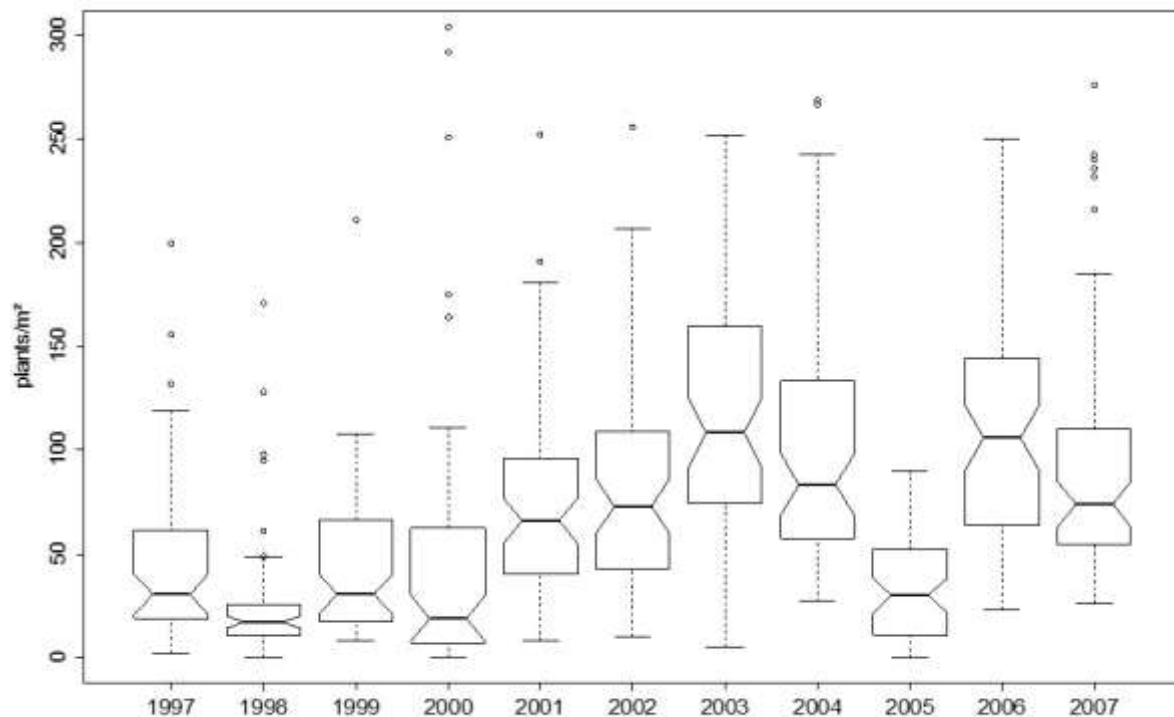


Figure 2-2: *A. spica-venti* plants in all winter wheat crops in the years. Numbers of observations in 1997 n=48, from 1998 to 2007 every year n=64.

Acknowledgement

The experiments were conducted by the Julius Kühn-Institut, Federal Research Centre for Cultivated Plants at the field experimental station Dahnsdorf.

2.4 References

- Chambers, J. M., Cleveland, W. S., Kleiner, B. & Tukey, P. A. (1983). *Graphical Methods for Data Analysis*. Wadsworth & Brooks/Cole.
- Kötter, U. (1991). Entwicklung und Konkurrenzverhalten von Windhalm (*Apera spica-venti*) in Winterweizen und Winterroggen. *Gesunde Pflanzen* 43, 184-189.
- Melander, B., Holst, N., Jensen, P.K., Hansen, E.M. & Olesen, J.E. (2008). *Apera spica-venti* population dynamics and impact on crop yield as affected by tillage, crop rotation, location and herbicide programmes. *Weed Research* 48, 48-57.

- Pallutt, B. (2004). Einfluss langjähriger umweltschonender Landbewirtschaftung auf die Unkrautflora. *Proc. Coll. "Agrarproduktion und Biodiversität"*, Ministry for Agriculture, Nature Conservation and Environment of Thuringia (Eds), 7-16.
- R Development Core Team (2008): R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roder, W., Peters, I., Reinsch, B., Eggert, H. & Kalmus, A. (1984): Ergebnisse aus mehrjährigen Untersuchungen zum Einfluss der Bestandesdichte von Wintergetreidearten auf die Entwicklung des Windhalms (*Apera spica-venti* (L.) P.B.). *Nachrichtenblatt für den Pflanzenschutzdienst in der DDR* 38, 53-55.

3 Die demographische Entwicklung von *Apera spica-venti* in der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste

Andrea Schulz & Bärbel Gerowitt

Zusammenfassung

Zunehmend werden Fruchtfolgen und Anbausequenzen auf nur wenige Kulturen und mit einem hohen Anteil von Wintergetreide eingeschränkt. Das Management von Ungräsern wie *Apera spica-venti* – einem der wichtigsten Getreideungräser in Nord-, Mittel- und Osteuropa – spielt in konventionellen und intensiven Anbausystemen eine herausragende Rolle. Die alleinige Verlässlichkeit auf Herbizide hat nicht selten zu Resistenzen geführt. Umso wichtiger erscheint das Wissen um die langfristige Entwicklung und Dynamik innerhalb von Populationen dieser Art. Interessiert haben insbesondere zwei Fragestellungen: 1) Wie schnell und nachhaltig wirkt sich eine unterlassene Kontrolle in den Wintergetreiden auf die Populationsentwicklung von *A. spica-venti* in der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste aus? 2) Ist in einer der beiden Getreidekulturen mit einer höheren Vermehrungsrate von *A. spica-venti* zu rechnen und daher besonderes Augenmerk des Managements auf diese zu legen? Für die Analyse standen die Daten eines 15jährigen Feldversuches zur Verfügung. Es sind sowohl Daten zum Bodensamenvorrat als auch zur Entwicklung der Feldpopulation erhoben worden. Mit deskriptiven statistischen Methoden wurde die Entwicklung der Population evaluiert. Der geringe Bodensamenvorrat zu Beginn der Untersuchungen hat dazu geführt, dass über mehrere Fruchtfolgerotationen hinweg keine signifikante Zunahme in der Größe der Population festgestellt werden konnte. Bemerkenswert war die sehr ähnliche Entwicklung von *A. spica-venti* in den beiden Getreidekulturen. Es wurden keine signifikanten Unterschiede der Pflanzendichten im Frühjahr wie auch vor der Ernte festgestellt und die Bestockungsraten waren ebenso ähnlich wie die Höhe der Samenbildung der adulten Pflanzen. Allein der Erntezeitpunkt der Kulturen war entscheidend dafür, wie viele Samen und welcher Qualität diese zu einem Aufbau der Population beigetragen haben. Der geringe Gehalt von *A. spica-venti* im Erntegut des Winterweizens lässt den Schluss zu, dass der überwiegende Teil der frisch produzierten Samen zum Zeitpunkt der Ernte bereits aus den Pflanzen ausgefallen war.

Stichwörter: Populationsentwicklung, langfristig, keine Unkrautkontrolle

3.1 Einleitung

Das Management von Unkräutern ist ein permanentes, strategisch und langfristig ausgerichtetes (NAVE et al. 2013). Die Anbaufolge der Kulturen bestimmt das gesamte landwirtschaftliche Management, wie Art und Zeitpunkt der Düngung aber auch deren Effizienz, die Unterdrückung und Förderung von Krankheiten und Schädlingen sowie die Art der Bodenbearbeitung. Eine regional angepasste und vielfältige Fruchtfolge kann darüber hinaus die Risiken des anbauenden Betriebes hinsichtlich witterungsbedingter Extremereignisse besser auffangen, verteilen und mindern (LORENZ et al. 2013). Sind die Fruchtfolgen vielfältig, bestehen sie also aus Kulturen mit variablen Aussatterminen, Entwicklungsbedingungen und Ernteperioden, bieten sie mit ihren unterschiedlichen Entwicklungszyklen diverse Möglichkeiten des Unkrautmanagements (LIEBMAN & DYCK 1993). Zunehmend werden Fruchtfolgen und Anbausequenzen auf nur wenige Kulturen und mit einem hohen Anteil von Wintergetreide eingeschränkt (ANDREASEN & STREIBIG 2010, LORENZ et al. 2013, STEINMANN & DOBERS 2013). Die Entwicklungsbedingungen in aufeinanderfolgenden Jahren sind dadurch sehr ähnlich. Das Unkrautmanagement wird dadurch ebenfalls einförmiger und die Entwicklung weniger und eher problematischer Unkrautarten wird gefördert (FROUD-WILLIAMS & CHANCELLOR 1982, MORTENSEN et al. 2000).

Apera spica-venti ist eine streng winterannuelle Art und damit in besonderer Weise an die Entwicklungsbedingungen, die der Anbau von Winterkulturen mit sich bringt, gebunden. Der Anbau von Wintergetreide bietet aufgrund von Ähnlichkeiten im Habitus optimale Bedingungen über den gesamten Lebenszyklus von Keimung über Auflauf bis hin zur Bildung neuer Samen. MELANDER (1995) und MELANDER et al. (2008) haben nicht unerhebliche von *A. spica-venti* verursachte Ertragseinbußen ausgemacht. Es ist seit langem bekannt, dass der Anbau von Winterungen (Getreide und auch andere Kulturen) das Vorkommen und die Entwicklung von *A. spica-venti* fördert (SCHWARZ & MOLL 2010). Enge Fruchtfolgen mit einem hohen Anteil von Wintergetreide können im besonderen Maße zu einer zunehmenden Aus- und Verbreitung beitragen. Die relative Häufigkeit von Wintergetreiden in den angebauten Fruchtfolgen spielt aber auch im Zusammenhang mit der Entwicklung von Resistenzen eine wichtige Rolle (MASSA et al. 2013).

In diesem Kapitel wird den Fragen nachgegangen, 1) wie schnell und nachhaltig sich die unterlassene Kontrolle in den Wintergetreiden auf die Populationsentwicklung von *A. spica-venti* in der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste ausgewirkt hat und 2) ob in

einer der beiden Getreidekulturen mit einer höheren Vermehrungsrate von *A. spica-venti* zu rechnen ist und das Management daher besonderes Augenmerk auf diese legen sollte. Die Klärung dieser Fragen steht im Vorfeld der Schätzung populationsdynamischer Parameter und beinhaltet eine generelle Evaluierung der Entwicklung von *A. spica-venti* über 15 Jahre in der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste mit deskriptiven statistischen Methoden.

3.2 Material und Methoden

Die Daten zur Populationsentwicklung von *A. spica-venti* wurden innerhalb eines Langzeitversuchs zu unterschiedlichen Bekämpfungsstrategien annueller Unkräuter erhoben. Detaillierte Darstellungen des Feldversuches finden sich bei HAGEMEISTER (1986), KAISER (1989), HEITEFUSS et al. (1990), KAISER et al. (1990), HEITEFUSS et al. (1994), GEROWITT & BODENDÖRFER (1998, 2001). Die wichtigsten Punkte werden an dieser Stelle kurz gefasst wiedergegeben.

3.2.1 Der Versuch

3.2.1.1 Versuchsstandort

Die Versuchsanlage war ein Teil des Versuchsfeldes Weendelsbreite des Instituts für Pflanzenpathologie und Pflanzenschutz der Universität Göttingen und im Norden der Stadt auf 200 m ü NN gelegen. Die langjährige mittlere Jahrestemperatur beträgt 8,5 °C und der langjährige mittlere Jahresniederschlag beträgt 635 mm (jeweils 1961-90). Die fast ebene Versuchsfläche befand sich auf einer Parabraunerde aus Löß. In den vorderen und hinteren Bereichen war der Tongehalt höher, im mittleren Bereich dagegen der Schluffgehalt. Der pH lag im Mittel bei 6,5 bis 7,0. Für den Standort wurden Ackerwertzahlen von 60 bis 65 ermittelt.

3.2.1.2 Versuchsanlage

Der Versuch wurde auf drei Feldstreifen (A, B, C) angelegt, auf denen jeweils eine der drei Früchte der dreifeldrigen Fruchtfolge angebaut wurde (**Abbildung 3-1**). Vor Versuchsbeginn wurde auf zwei Streifen (A, B) Winterroggen nach Wintergerste angebaut, auf dem dritten Streifen (C) wurde Winterweizen nach Ackerbohnen kultiviert. Ab 1981 wurde die für die Region und den Standort typische Rübenfruchtfolge (Rüben – Winterweizen – Wintergerste) angebaut.

Jeder Feldstreifen bestand aus 18 hintereinander liegenden Dauerparzellen (6 Versuchsvarianten * 3 Wiederholungen) (**Abbildung 3-1**, links). Die Parzellen wurden so in die Feldstreifen gelegt, dass an den Seiten ausreichend Platz für die produktionstechnischen Maßnahmen blieb, ohne die Parzellen durchfahren zu müssen (**Abbildung 3-1** rechts oben). Der Bereich zwischen den Parzellen wurde unkrautfrei gehalten, um eine Verschleppung durch Bearbeitungs- und Erntegeräte zu vermeiden.

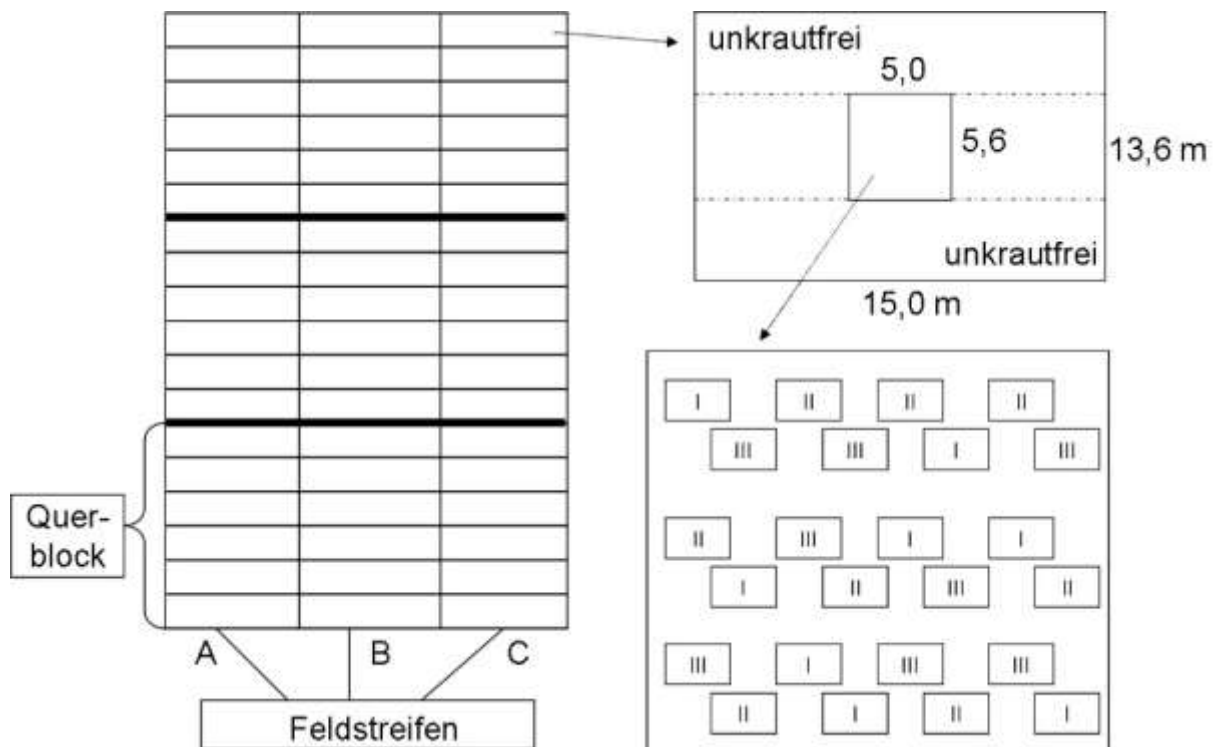


Abbildung 3-1: Schema des Versuchsaufbaus. Jedes Feld bestand aus 18 Parzellen. Die sechs Versuchsvarianten lagen in drei Wiederholungen hintereinander auf den Streifen (links). Der Bereich zwischen den Parzellen wurde unkrautfrei gehalten (rechts oben). In den Parzellen wurde auf bis zu 24 Zählflächen (jeweils 0,125 m²) der Aufwuchs von *A. spica-venti* erfasst (rechts unten; I, II, III: 1., 2., 3. Quadratmeter).

3.2.1.3 Versuchsvarianten

In dem Versuch wurde die Unkrautbekämpfung in den Getreidekulturen in sechs unterschiedlichen Varianten geprüft. Im Hinblick auf die populationsdynamische Entwicklung von *A. spica-venti* erwies sich die Variante als interessant, in der keinerlei Bekämpfung durchgeführt wurde. In den Rüben wurden in jeder Variante stets alle aufgelaufenen Unkräuter intensiv bekämpft (Handhacke).

3.2.1.4 Acker- und pflanzenbauliche Maßnahmen

Die Bodenbearbeitung, die Düngung und der Pflanzenschutz - außer der Unkrautbekämpfung - sind auf der Fläche einheitlich und möglichst praxisnah durchgeführt worden (HAGEMEISTER 1986, KAISER 1989, HEITEFUSS et al. 1990, KAISER et al. 1990, HEITEFUSS et al. 1994, GEROWITT & BODENDÖRFER 1998). Es wurde in jedem Herbst gepflügt (jeweils im September vor der Bestellung mit Getreide, im November vor dem Anbau von Rüben). Nach der Ernte der beiden Getreidekulturen wurde jeweils eine Stoppelbearbeitung (Spatenrollegge) durchgeführt. Die Aussaat der Rüben erfolgte Mitte bis Ende April.

3.2.2 Datenerhebungen im Versuch

3.2.2.1 Samenbank

Der Bodensamenvorrat wurde jeweils im Herbst vor dem Pflügen beprobt. In der Anfangszeit des Versuches fand die Probenahme des Bodensamenvorrates (20 Einstiche pro Parzelle) nur in jedem zweiten Jahr (Herbst 1981, Herbst 1983, Herbst 1985) statt. Seit dem Herbst 1985 (= Erntejahr 1986) wurde der Bodensamenvorrat jährlich mit 10×6 Einstichen pro Parzelle beprobt. Jeweils sechs Einzelproben wurden zu einer Mischprobe von 2,5 L vereint. Mit der Keim- und Kultivierungsmethode wurde der Bodensamenvorrat von *A. spica-venti* bestimmt. Dazu wurden 0,5 L der Bodenproben als 2,5 cm starke Auflage in mit Sand gefüllten Töpfen verteilt. Die Töpfe wurden für 20 bis 24 Monate in einem unbeheizten Gewächshaus aufgestellt. Die aufgelaufenen Keimlinge wurden bestimmt, gezählt und anschließend entfernt. Nach Beendigung einer Keimwelle wurden die Bodenproben in den Töpfen gewendet.

3.2.2.2 Erfassung der Pflanzendichten

Die Pflanzendichten von *A. spica-venti* wurden an bis zu vier Zeitpunkten eines Anbaujahres ermittelt. In den Kernparzellen (28 m²) hat die Erhebung der Pflanzendichten auf Achtelquadratmetern stattgefunden. In jeder Bonitur wurde die Anzahl der Pflanzen auf den in **Abbildung 3-1** mit I gekennzeichneten Flächen erfasst ($8 \times 0,125 \text{ m}^2 = 1 \text{ m}^2$). Wenn möglich, wurde die Zählung auf zwei weitere Quadratmeter (II und III) erweitert.

Während der **Brachephasen** fanden die ersten Bonituren eines Anbaujahres statt:

- nach der Ernte des Winterweizens und vor der Aussaat der Wintergerste sowie
- nach der Ernte der Wintergerste und vor der Aussaat der Rüben im darauffolgenden Frühjahr.

Der Auflauf in der Kultur im **Herbst** wurde regelmäßig nur in der Wintergerste (BBCH 21-25) erfasst. Im **Frühjahr** wurden die Pflanzendichten in allen drei Feldkulturen (BBCH 13-29) ermittelt. Kurz **vor der Ernte** der Getreidekulturen (BBCH 91) fand die letzte Bonitur eines Anbaujahres statt. Diese späten Bonituren wurden in den Randbereichen der Parzellen (4 * 0,5 m²) durchgeführt, um die Pflanzen in den Parzellen nicht zu beschädigen oder zu zerstören.

3.2.2.3 Samenbildung

Die Daten zur Samenbildung wurden zwar wie die Pflanzendichten während des gesamten Versuchszeitraums erfasst, standen für die vorliegende Arbeit jedoch nur für den Zeitraum von 1992 bis 1996 im Original zur Verfügung.

Während der späten Bonitur vor der Getreideernte wurde die Samenproduktion jeder Pflanze geschätzt. Dazu wurden die Pflanzen nach folgenden Kriterien in Samenbildungsklassen (SBKL) eingeteilt (HAGEMEISTER & HEITEFUSS 1988, KAISER 1989):

- | | |
|--------|---|
| SBKL 1 | Pflanze noch vegetativ oder blühend, keine Samenbildung (0) |
| SBKL 2 | Pflanze mit geringer Samenbildung (1- 1500) |
| SBKL 3 | Pflanze mit mittlerer Samenbildung (1501 – 3000) |
| SBKL 4 | Pflanze mit hoher Samenbildung (3001 – 6000) |
| SBKL 5 | Pflanze mit sehr hoher Samenbildung (> 6000). |

Dem Versuchsanliegen entsprechend sollte sich *A. spica-venti* innerhalb der Parzellen möglichst natürlich entwickeln können. Die Ermittlung der Samenproduktion durfte hier also nicht destruktiv für die Pflanzen sein, da neu gebildete Samen in den Bodensamenvorrat gelangen sollten. Aus diesem Grund wurden in den Bereichen zwischen den Parzellen für die einzelnen SBKL typische Probepflanzen entnommen. An diesen Probepflanzen (ca. 10 je SBKL) wurden neben der Anzahl der Samen diese Merkmale erfasst:

- die Anzahl der Triebe pro Pflanze
- die Länge des Haupttriebes [cm]
- die Länge aller Triebe zusammen [cm]
- die Länge der Rispe des Haupttriebes [cm]
- die Breite der Rispe des Haupttriebes [cm].

3.2.2.4 Samengehalte im Erntegut

Zur Ermittlung der Samengehalte im Erntegut jeder Kernparzelle wurde das Druschgut nach Korngrößen separiert. Mit Windabscheider, Vorsieb und Trieurzylinder fand eine erste

Auftrennung der Samen nach Größe und Gewicht statt. Eine weitere Auftrennung wurde über einen Siebturm durchgeführt. Insgesamt wurden sieben Fraktionen gewonnen. Für jede Fraktion wurde die Anzahl der *A. spica-venti* Samen ausgezählt. Die Gesamtanzahl sehr großer Mengen wurde über die Auszählung eines aliquoten Teils ermittelt.

3.2.2.5 Keimfähigkeit neu gebildeter Samen

Es wurde die Keimfähigkeit von Samen, die von den Probepflanzen und aus dem Erntegut der Erntejahre 1992 bis 1995 stammten, in dem Zeitraum 1994/95 geprüft.

Für den Keimtest wurden die Samen in Keimbereitschaft (Gibberelinsäure) gebracht. Gegen einen Befall mit Mikroorganismen wurden die Samen oberflächlich mit einem Bakterizid und einem Fungizid behandelt. Die Samen wurden in Petrischalen auf Wasser-Agar ausgelegt. Bei Raumtemperatur und unter natürlichen Lichtverhältnissen wurde die Keimung über vier Wochen beobachtet. Alle drei bis fünf Tage wurden die gekeimten Samen ausgezählt. Pro Petrischale wurden 6 (n = 1, aufgrund zu geringer Samenanzahl), 10 (n = 296) oder 25 (n = 83) Samen ausgelegt. Insgesamt wurden 5.041 Samen (2.731 aus dem Winterweizen, 2.310 aus der Wintergerste) auf Keimfähigkeit geprüft.

3.2.3 Statistische Auswertung

Die für die Analyse zur Verfügung stehenden Daten wurden zunächst auf Normalverteilung graphisch (Histogramm) und mit dem Test nach SHAPIRO geprüft. Die meisten Daten erwiesen sich als nicht normal verteilt.

Als Maßzahl für die Kennzeichnung der Verteilungen der Stichproben nicht normal verteilter Daten wurden der Median (\tilde{x}) der Stichprobe und das dritte Quartil (Q3) sowie als Maß der Streuung der Daten der Interquartilbereich (IQR) verwendet.

Vergleiche von Stichproben nicht normal verteilter Daten wurden mit dem nicht-parametrischen Rangsummentest nach WILCOXON (für k = 2 Faktorstufen) bzw. KRUSKAL-WALLIS (k > 2) durchgeführt.

Die graphische Darstellung der Werte der Stichproben erfolgte mit Box-Whisker-Plots. Die Box repräsentiert dabei 50 % der anhand ihrer Ränge geordneten Werte, die Whisker sind auf den 1,5 fachen Interquartilsabstand beschränkt und kennzeichnen den Bereich der unauffälligen Streuung (SACHS & HEDDERICH 2006). Beobachtungen außerhalb dieser Grenzen sind als Punkte dargestellt. Gekerbte Bereiche bilden $\pm 1,58 * IQR / n^{0,5}$ ab. Überschneiden sich die gekerbten Bereiche nebeneinander dargestellter Stichproben nicht, weist das auf statistisch signifikant unterschiedliche Verteilungen (0,95 Konfidenzintervall).

Zur Überprüfung des Zusammenhangs zwischen zwei kontinuierlichen Variablen wurde der Rang-Korrelationstest nach SPEARMAN verwendet. Sollten zwei nominale Variablen auf ihren Zusammenhang geprüft werden, wurde ein Chi-quadrat Kontingenztabellen-Test (χ^2 -Test) durchgeführt.

Alle statistischen Analysen wurden mit R language and environment (R CORE TEAM 2013) unter Verwendung der Pakete agricolae, exactRankTests und stats durchgeführt.

3.3 Ergebnisse

Die Gliederung dieses Abschnitts orientiert sich am Lebenszyklus von *A. spica-venti* und den im Feldversuch ermittelten Daten. Zunächst wird dargelegt, wie sich der Bodensamenvorrat in den fünf Rotationen der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste entwickelt hat. Es folgt die Darstellung des Auflaufs während der Brachephases sowie der Entwicklung in den Kulturen. Abschließend werden die Ergebnisse zur Samenbildung präsentiert.

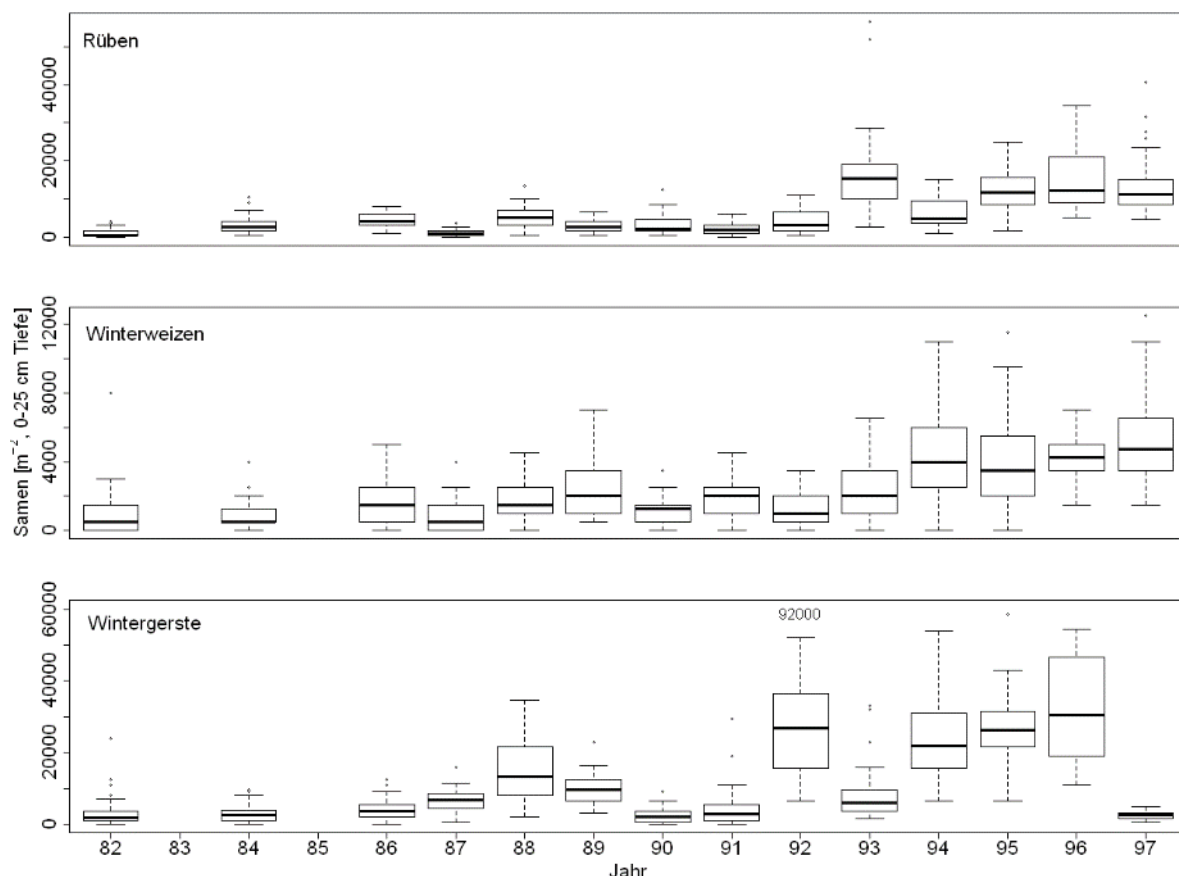


Abbildung 3-2: Der Bodensamenvorrat jeweils am Beginn eines Anbaujahres für den Zeitraum 1982 bis 1997. Die Daten des Jahres 1997 wurden für einen Vergleich von Ausgangs- und Endsituation in die Darstellung einbezogen (Erhebungen 0-25 cm Tiefe, $n_{1982/84} = 180$, $n_{1986-97} = 90$, 1983 und 1985 keine Datenerfassung).

3.3.1 Bodensamenvorrat

Der Bodensamenvorrat stellt das große Reservoir der ruhenden Population dar. Er ist Start- und Zielgröße, wenn es um die Beschreibung der Populationsentwicklung geht. Über alle Jahre hinweg betrachtet, wurden 2.500 *A. spica-venti* Samen pro m² (IQR = 6000 Samen/m², 0-25 cm Tiefe) ermittelt. Die zeitliche Entwicklung des Bodensamenvorrates von *A. spica-venti* war über den gesamten Versuchszeitraum durch eine langsame aber nahezu kontinuierliche Zunahme gekennzeichnet. Erst Mitte der vierten Rotation (1992) kam es zu einem deutlichen und sprunghaften Anstieg des Bodensamenvorrates bis auf das absolute Maximum während des gesamten Versuchszeitraumes (92.000 Samen/m², 0-25 cm Tiefe). Diese Zunahme ist fast ausschließlich auf den Anbau des Winterweizens zurückzuführen (**Abbildung 3-2**). Bis zum Ende des Versuches blieb der Gehalt der *A. spica-venti* Samen im Boden insgesamt auf einem hohen Niveau. Mit 9.500 Samen/m² in der fünften Rotation (Median, 0-25 cm Tiefe) waren signifikant mehr Samen als in den vorangegangenen Rotationen im Boden vorhanden (**Tabelle 3-1**).

Tabelle 3-1: Mediane des Bodensamenvorrates (Samen/m², 0-25 cm Tiefe) von *A. spica-venti* zusammengefasst für die fünf durchlaufenen Rotationen des Versuches. χ^2 kennzeichnet signifikante Unterschiede in der Verteilung zwischen den Gruppen ($\alpha = 0,05$, kritischer Wert: $\chi^2_{4;0,95} = 9,49$, KRUSKAL-WALLIS). Gruppen mit gleichen Buchstaben zeigen keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung.

	n	\bar{x}	IQR	χ^2
				378,15
Rotation 1	360	1000	2000	d
Rotation 2	180	2250	3500	c
Rotation 3	270	2500	4542	b
Rotation 4	270	3000	7000	b
Rotation 5	270	9500	17042	a

3.3.2 Auflauf während der Brachephasen

Pflanzen, die während der Brachephasen auflaufen, können zu einer Reduktion der Populationsgröße beitragen, da sie mit der Saatbettbereitung für die nachfolgende Kultur vernichtet werden. In der etwa vier Wochen währenden Stoppelphase zwischen der Ernte des Winterweizens und der nachfolgenden Aussaat der Wintergerste sind über alle Jahre betrachtet nur wenige *A. spica-venti* Pflanzen aufgelaufen ($\bar{x} = 0$ Pflanzen/m², IQR = 24 Pflanzen/m²). Zwischen den einzelnen Rotationen waren die Unterschiede signifikant (**Abbildung 3-3**). Für die fünfte Rotation wurden die höchsten Pflanzendichten ermittelt. Während der länger andauernden Brachephase vor der Aussaat der Rüben sind mit 24

Pflanzen pro m² (IQR = 72 Pflanzen/m²) signifikant mehr Pflanzen aufgelaufen als vor der Aussaat der Wintergerste ($p < 0,001$, WILCOXON). Über den gesamten Versuchszeitraum betrachtet, gab es den stärksten Auflauf in der zweiten und fünften Rotation.

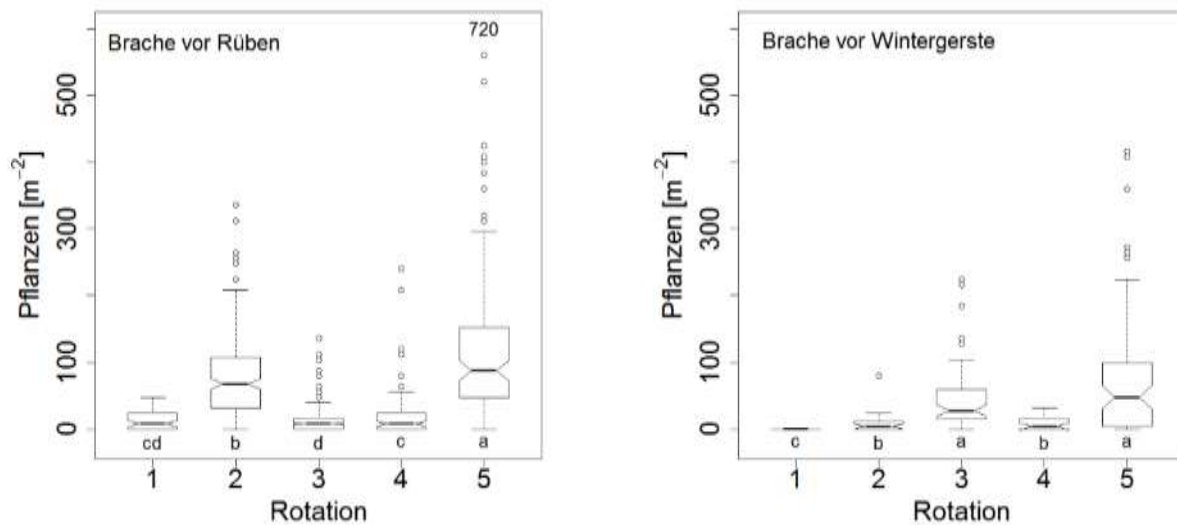


Abbildung 3-3: Die Entwicklung der Dichten von *A. spica-venti* in den Brachephases von Rotation 1 (1982-84) bis 5 (1994-96). (Erhebungen auf 0,125 m², n_{Rüben} = 72, 216, 216, 120, 120; n_{Gerste} = 144, 24, 72, 24, 72). Gruppen mit gleichen Buchstaben zeigen keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung (KRUSKAL-WALLIS, $\alpha = 0,05$, kritischer Wert: $\chi^2_{4;0,95} = 9,49$).

3.3.3 Auflauf und Entwicklung in den Feldkulturen

Die in den Getreidekulturen aufgelaufenen Pflanzen konnten sich frei entwickeln und zu einem Wachstum der Unkrautpopulation beitragen. Eine Erhebung zum Auflauf von *A. spica-venti* **im Herbst** war aufgrund des Saattermins nur in der Wintergerste möglich. Für den gesamten Versuchszeitraum wurden 8 Pflanzen pro m² (IQR = 32 Pflanzen/m²) ermittelt. Die Dichte von *A. spica-venti* in der sich entwickelnden Wintergerste unterschied sich zwischen den Rotationen signifikant ($p < 0,001$, KRUSKAL-WALLIS) und hat tendenziell zugenommen (**Abbildung 3-4**).

Die Dichten **im Frühjahr** waren zwischen den Getreidekulturen und den Rüben signifikant unterschiedlich ($p < 0,001$, $n = 1080$, KRUSKAL-WALLIS). In den Rüben wurden nur selten *A. spica-venti* bonitiert ($\bar{x} = 0$ Pflanzen/m², IQR = 0 Pflanzen/m²). Eine Ausnahme bildete das Frühjahr 1985 mit 8 Pflanzen pro m² (IQR = 24 Pflanzen/m²). In den Getreidekulturen ist jeweils eine Dichte von 32 Pflanzen pro m² (Median) ermittelt worden. Geringfügige Unterschiede fanden sich nur für den Modus (Winterweizen 4 Pflanzen/0,125 m², Wintergerste 3 Pflanzen/0,125 m²) und das Maximum (Winterweizen 296 Pflanzen/m², Wintergerste 320 Pflanzen/m²). Bemerkenswert ist, dass sich innerhalb der einzelnen

Rotationen die *A. spica-venti*-Dichte zwischen den beiden Getreidekulturen unterschied ($p < 0,05$, $n = 216$, WILCOXON).

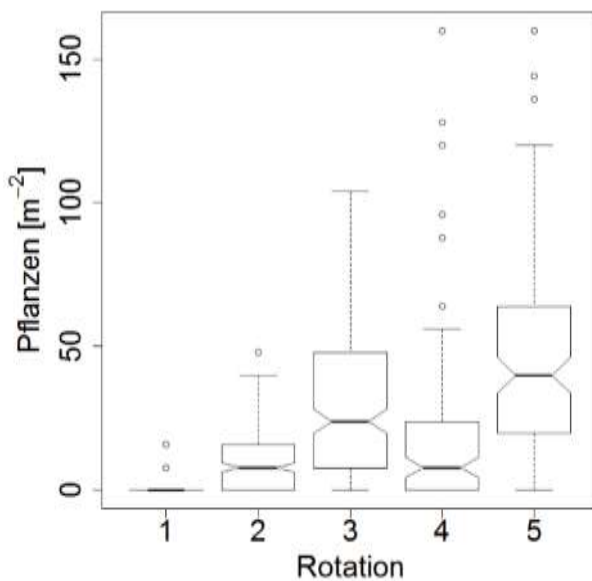


Abbildung 3-4: Der Auflauf von *A. spica-venti* in der Wintergerste im Herbst, zusammengefasst für die fünf Rotationen. (Erhebungen auf 0,125 m², $n_1 = 144$, $n_{2,3} = 216$, $n_{4,5} = 120$).

Die Dichten im Frühjahr zeigten keinen generellen Trend einer Zu- oder Abnahme mit fortschreitender Versuchsdauer (**Abbildung 3-5**). Im Winterweizen gab es zwischen den einzelnen Rotationen deutliche Unterschiede in der Frühjahrsdichte. Die höchsten Dichten von *A. spica-venti* sind in der zweiten Rotation ermittelt worden. In der Wintergerste dagegen waren die Schwankungen zwischen den Rotationen geringer und erst in den letzten Versuchsjahren wurden die höchsten Dichten festgestellt (**Tabelle 3-2**).

Die Dichten des Frühjahres sind in beiden Getreidekulturen während der Vegetationsperiode deutlich reduziert worden (**Abbildung 3-5**). Bemerkenswert ist, dass in gleichem Maße die Abundanz von jeweils 32 Pflanzen pro m² im Frühjahr auf 18 Pflanzen pro m² (jeweils Median) **vor der Ernte** reduziert worden ist. Es konnte für die Dichte der Adulten – wie bereits die der Jungpflanzen – kein Unterschied zwischen den Getreidekulturen festgestellt werden ($n = 180$, WILCOXON).

In der zeitlichen Entwicklung waren die ersten Rotationen von deutlichen Unterschieden in der Dichte von *A. spica-venti* sowohl zwischen als auch innerhalb der Kulturen gekennzeichnet. In der Wintergerste fand während der Vegetationsperiode in der ersten und dritten Rotation kaum eine Reduzierung der Dichte statt (**Tabelle 3-2**, **Abbildung 3-5**). In der fünften Rotation kam es hingegen in beiden Getreidekulturen zu einer sehr starken Reduzierung von *A. spica-venti* während der Vegetationsperiode. Das führte zu den geringsten Dichten des Vorerntetermins im gesamten Versuchszeitraum.

Tabelle 3-2: Die Dichte von *A. spica-venti* im Frühjahr und vor der Ernte in den Getreidekulturen (Median Pflanzen/m²). χ^2 kennzeichnet signifikante Unterschiede in der Verteilung zwischen den Gruppen ($\alpha = 0,05$, kritischer Wert: $\chi^2_{4;0,95} = 9,49$, KRUSKAL-WALLIS). Gruppen mit gleichen Buchstaben zeigen keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung. Erhebungen im Frühjahr auf 0,125 m² (n = 216), vor der Ernte auf 0,5 m² (n = 36).

	Frühjahr			Vor Ernte		
	\bar{x}	IQR	χ^2	\bar{x}	IQR	χ^2
Winterweizen			226,22			54,87
Rotation 1	16	32	e	8	16	c
Rotation 2	56	56	a	37	34	a
Rotation 3	40	32	b	18	23	b
Rotation 4	24	24	d	18	15	b
Rotation 5	32	53	c	10	11	c
Wintergerste			40,64			28,04
Rotation 1	24	48	c	25	27	b
Rotation 2	32	40	b	16	24	b
Rotation 3	32	32	b	32	30	a
Rotation 4	24	45	bc	12	16	c
Rotation 5	40	48	a	12	12	c

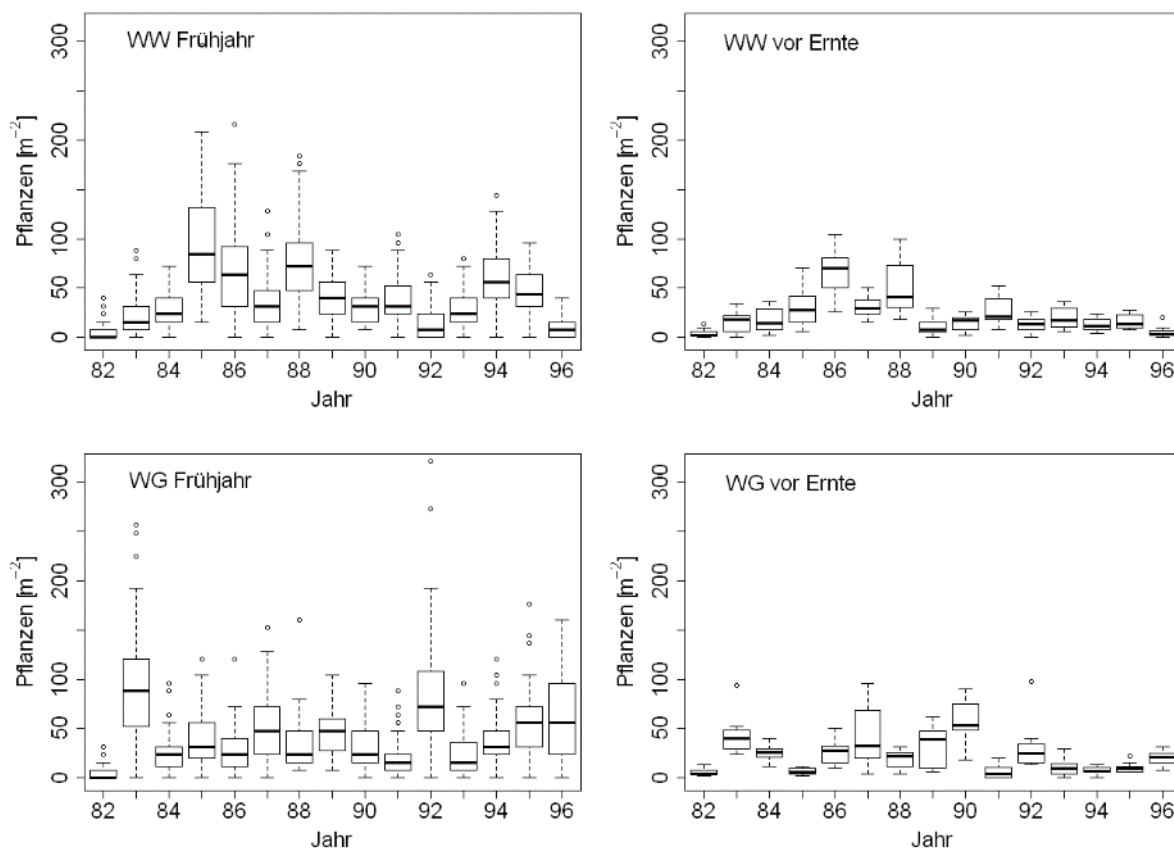


Abbildung 3-5: Dichten von *A. spica-venti* im Frühjahr (links) und vor der Ernte (rechts) in den beiden Getreidekulturen (WW: Winterweizen oben, WG: Wintergerste unten). Erhebungen auf 0,125 m² (Frühjahr, n = 72) und 0,5 m² (vor der Ernte, n = 12).

3.3.4 Samenbildung

Adulte *A. spica-venti*-Pflanzen waren vor der Ernte in den beiden Wintergetreidekulturen zwar nahezu gleich stark vorhanden, jedoch zeigte die Gruppierung der Pflanzen nach den Samenbildungsklassen (SBKL), dass sich das Samenbildungspotenzial zwischen den Kulturen unterschied. Während in der Wintergerste vor der Ernte vor allem Pflanzen ohne oder mit geringer Samenbildung standen (SBKL 1 und 2), waren es im Winterweizen Pflanzen mit geringer bis mittlerer Samenbildung (SBKL 2 und 3) (**Abbildung 3-6**).

In den ersten drei Rotationen haben sich vor allem Pflanzen mit hoher und sehr hoher Samenbildung in beiden Getreidekulturen entwickeln können. In den späteren Jahren des Versuches konnten sich nur noch im Winterweizen Pflanzen mit stärkerer Samenbildung entwickeln. Dagegen machte in der Wintergerste der Anteil der Pflanzen ohne Samenbildung in einigen Jahren bis zu 90 % aus (1991 und 1995).

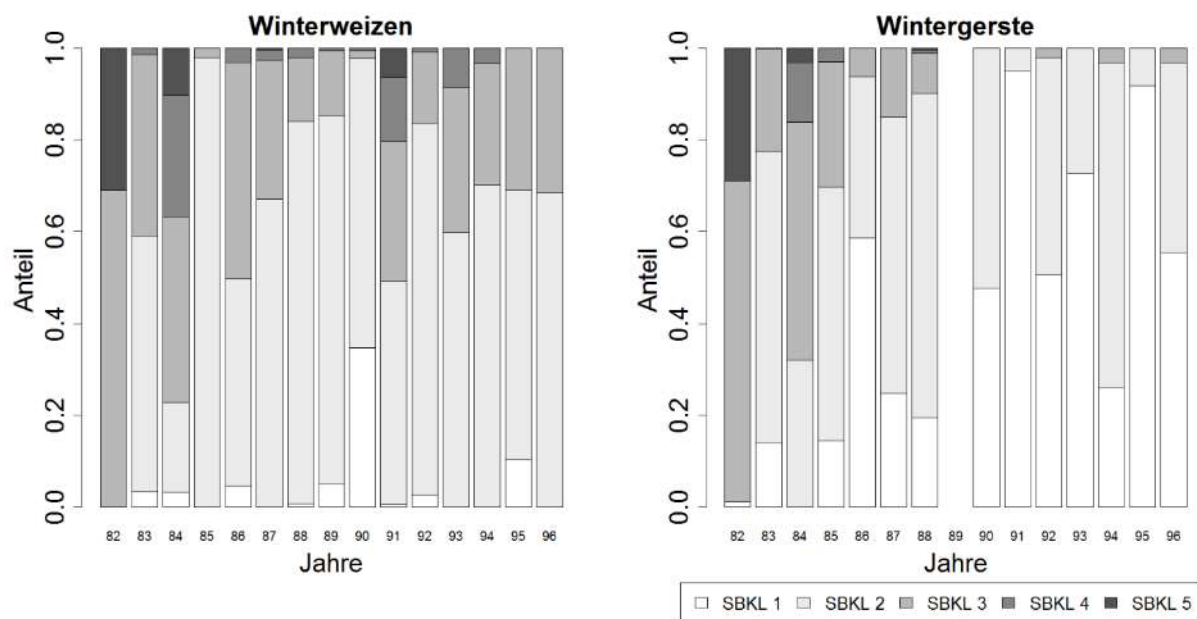


Abbildung 3-6: Die Anteile der Adulten an den einzelnen SBKL in den beiden Getreidekulturen von 1982 bis 1996 (Wintergerste 1989: keine Daten). (Erhebungen auf 0,5 m², n = 12, Berechnung der Anteile auf Basis der arithmetischen Mittelwerte).

Die Darstellung der weiteren Ergebnisse zur Samenproduktion von *A. spica-venti*, wie der Samenbildung einzelner Pflanzen und weiterer Pflanzenmerkmale sowie deren Beziehungen untereinander, bezieht sich auf den Zeitraum 1992 bis 1996 (vgl. **Kapitel 3.2.2.3**).

Für beide Getreidekulturen ist die Samenbildung in Samenbildungsklassen (SBKL) erfasst worden. Die Einteilung der SBKL hat sowohl zwischen den Kulturen als auch von Jahr zu Jahr variiert (**Tabelle 3-3**). Insgesamt hat sich die Samenbildung pro Pflanze zwischen den

Getreidekulturen nicht signifikant unterschieden ($n_{\text{Gerste}} = 99$, $n_{\text{Weizen}} = 148$, WILCOXON). Wenn sich *A. spica-venti* im Winterweizen bis zur Samenreife entwickeln konnte, haben die Pflanzen 1.785 Samen (Median) gebildet. Maximal wurden 41.068 Samen pro Pflanze (1995, SBKL 5) ermittelt. In der Wintergerste lag die mediane Samenanzahl pro Pflanze bei 2.430. Der höchste Wert wurde für eine Pflanze der SBKL 2 mit 23.710 Samen ermittelt.

Tabelle 3-3: Mediane für die Samenbildung der Probepflanzen der einzelnen SBKL von Winterweizen und Wintergerste für die Jahre 1992 bis 1996. χ^2 kennzeichnet signifikante Unterschiede in der Verteilung zwischen den Gruppen ($\alpha = 0,05$, kritischer Wert: $\chi^2_{4;0,95} = 9,49$, KRUSKAL-WALLIS). Gruppen mit gleichen Buchstaben zeigen keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung.

		SBKL1	SBKL2	SBKL3	SBKL4	SBKL5	Gesamt	χ^2
Winterweizen								69,15
1992	n	10	9	11	10	8	48	bc
	\bar{x}	270	350	1.500	1.550	4.100	1.275	
	IQR	145	100	608	542	3.804	1.667	
1993	n		10	10	10	9	39	a
	\bar{x}		1.869	3.672	9.030	13.800	4.144	
	IQR		1.037	604	7.157	16.331	7.732	
1994	n		10	10			20	b
	\bar{x}		1.037	2.345			1.472	
	IQR		439	1.192			1.334	
1995	n	1	10	5			16	a
	\bar{x}	2.590	4.365	7.340			4.535	
	IQR	0	2.082	3.747			2.871	
1996	n		12	13			25	c
	\bar{x}		570	1.305			675	
	IQR		427	1.207			833	
Wintergerste								22,76
1992	n	10	10	10			30	b
	\bar{x}	4	2.034	4.844			2.034	
	IQR	634	821	4.636			2.737	
1993	n		10	10			20	b
	\bar{x}		1.148	3.511			2.135	
	IQR		1.250	2.021			2.481	
1994	n		10	10			20	b
	\bar{x}		950	2.634			1.926	
	IQR		286	687			1.687	
1995	n	10					10	a
	\bar{x}	9.965					9.965	
	IQR	9.628					9.628	
1996	n	8	10	1			19	a
	\bar{x}	1.883	6.415	8.820			4.470	
	IQR	5.364	7.079	0			6.297	

Die Berechnungsgrundlage der in **Tabelle 3-3** zusammengefassten Samenzahlen waren die insgesamt an einer Pflanze ermittelten Samen. Während der Datenerfassung ist zwischen reifen (gelb, purpur) und unreifen (grün) Samen unterschieden worden. Die Färbung der Samen ist zwar ein eher ungenauer Gradmesser des Reifegrades, auf dieser beruhte jedoch die Zuweisung zu den einzelnen SBKL. In der Wintergerste 1995 sind vermutlich sehr viele grüne Samen erfasst worden, was die hohe Anzahl Samen in der SBKL 1 erklären kann.

Die Getreidekultur hat deutlich die morphologische Entwicklung von *A. spica-venti* beeinflusst (**Tabelle 3-4**). Im Winterweizen konnten die Pflanzen mit 3 Trieben (Median) signifikant stärker bestocken als in der Wintergerste mit 2 Trieben pro Pflanze (Median) ($p < 0,01$ $n_{\text{Weizen}} = 148$, $n_{\text{Gerste}} = 99$, WILCOXON). Das Höhenwachstum von *A. spica-venti* war in den beiden Kulturen ähnlich und statistisch nicht zu sichern. Die Rispenentwicklung war indifferent. Während der Unterschied in der Breite der Rispen statistisch nicht gesichert werden konnte, war er für die Rispenlängen signifikant ($p < 0,01$ $n_{\text{Weizen}} = 148$, $n_{\text{Gerste}} = 99$, WILCOXON).

Tabelle 3-4: Merkmale der *A. spica-venti* Probepflanzen. χ^2 -Werte kennzeichnen signifikante Unterschiede in der Verteilung zwischen den Gruppen (KRUSKAL-WALLIS). Gruppen mit gleichen Buchstaben zeigten keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung, $\alpha = 0,05$.

		Bestockung pro Pflanze		Länge Haupttrieb [cm]		Rispenbreite [cm]		Rispenlänge [cm]	
	n	Median	(\tilde{x})	n	Mittelwert	n	Mittelwert	n	Mittelwert
Winterweizen									
χ^2		54,75		87,96		72,45		54,14	
1992	48	4	b	48	75,7 c	43	11,3 b	20,7	b
1993	39	6	a	37	110,2 b	35	7,1 c	28,5	a
1994	20	2	cd	20	140,2 a	20	19,8 a	32,3	a
1995	16	2	bc	16	157,7 a	16	19,5 a	28,6	a
1996	25	1	d	25	115,9 b	25	13,1 b	18,9	b
gesamt	148	3		146	109,1	139	12,7	24,9	
Wintergerste									
χ^2		14,22		28,46		60,84		12,73	
1992	30	2	bc	30	100,3 c	14	9,2 b	24,3	c
1993	20	2	c	20	104,3 c	20	6,5 c	27,5	abc
1994	20	2	c	20	129,7 a	20	18,4 a	30,5	a
1995	10	4	a	10	124,9 ab	10	19,3 a	28,9	ab
1996	19	3	ab	19	116,7 b	19	19,1 a	27,0	bc
gesamt	99	2		99	112,7	83	14,2	27,7	

Die Samenbildung pro Pflanze korrelierte unterschiedlich stark mit weiteren Merkmalen der Pflanzen. Eine starke Korrelation für die Samenbildung in beiden Getreidekulturen zeigte sich mit der Gesamtlänge der Pflanzentriebe. Ein etwa gleich starker Zusammenhang bestand für *A. spica-venti* aus der Wintergerste zwischen Samenanzahl und der Anzahl der Triebe der Pflanze (Bestockungsrate). Für die Wintergerste zeigte sich zudem eine gute Korrelation zwischen der Samenbildung sowie Rispenlänge und –breite. Die Samenbildung von *A. spica-venti* im Winterweizen korreliert dagegen nur mit der Rispenlänge (Tabelle 3-5).

Tabelle 3-5: Zusammenhang zwischen der Samenanzahl pro Pflanze und pro Haupttrieb sowie einigen Pflanzenmerkmalen und der Schätzung der Samenbildungsklasse ($\alpha = 0,05$, SPEARMAN).

Zusammenhang zwischen den Variablen			Winterweizen		Wintergerste	
			n	r _s	n	r _s
Anzahl Samen pro Pflanze	SBKL		148	0,66***	99	0,29**
	Anzahl der Triebe pro Pflanze		148	0,67***	99	0,88***
	Länge des Haupttriebes [cm]		146	0,56***	99	0,57***
	Gesamtlänge aller Pflanzentriebe [cm]		129	0,84***	77	0,89***
	Rispenlänge (Haupttrieb) [cm]		139	0,65***	83	0,42***
	Rispenbreite (Haupttrieb) [cm]		139	0,03 n.s.	83	0,46***
Anzahl Samen pro Haupttrieb	Samen pro Pflanze		148	0,91***	99	0,87***
	Länge des Haupttriebes [cm]		146	0,44***	99	0,48***
	Rispenlänge (Haupttrieb) [cm]		139	0,67***	83	0,44***
	Rispenbreite (Haupttrieb) [cm]		139	-0,02 n.s.	83	0,30**

n.s. nicht signifikant, ** $0,05 < p < 0,01$, *** $0,01 < p < 0,001$

3.3.5 Samengehalt im Erntegut

Die Menge an Unkrautsamen, die mit dem Erntegut von der Fläche gebracht werden kann, steht in Zusammenhang mit den Entwicklungs- und Abreifebedingungen der angebauten Kultur. Das Erntegut des später geernteten Winterweizens enthielt in allen Versuchsjahren nur sehr wenige *A. spica-venti* Samen ($\bar{x} = 3,8$ Samen/m², IQR = 14,6 Samen/m²). Signifikant mehr Samen enthielt das Erntegut der Wintergerste ($p < 0,001$, $n = 15$, WILCOXON). Für den Zeitraum 1992 bis 1996 wurde ein Median von 1.223 Samen pro m² (IQR = 2.001 Samen/m²) ermittelt. Herausragend hohe Samengehalte wurden für das Jahr 1996 bestimmt (Abbildung 3-7). Die Ursachen dafür konnten im Nachhinein nicht konkret geklärt werden. Vermutlich kommen mehrere Faktoren zusammen: In dem außergewöhnlich heißen Sommer fand die Ernte zu einem früheren Zeitpunkt statt, als in den Jahren davor. Samen, die ansonsten aus den stehenden Pflanzen bereits ausgefallen wären, konnten in das Erntegut

gelangen. Ein neuer Mähdrescher im Erntejahr könnte ebenfalls zu den hohen Samengehalten beigetragen haben.

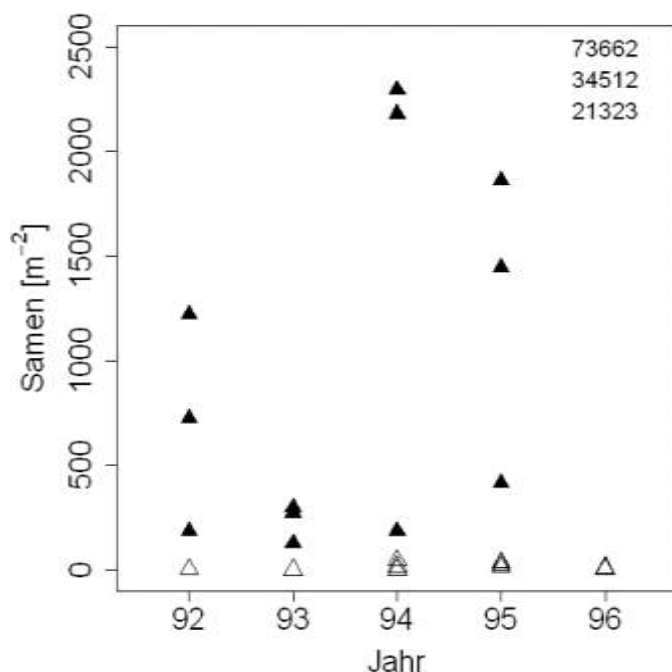


Abbildung 3-7: *A. spica-venti* Samen im Erntegut des Winterweizens (offene Dreiecke) und der Wintergerste (gefüllte Dreiecke und Zahlenwerte) von 1992 bis 1996.

Tabelle 3-6: Keimfähigkeiten von *A. spica-venti* Samen unterschiedlicher Herkunft. Samen aus den Jahren 1992 bis 1995. (χ^2 -Test mit den absoluten Häufigkeiten gekeimter – nicht gekeimter Samen; $\alpha = 0,05$, kritische Werte: $\chi^2_{1;0,95} = 3,84$, $\chi^2_{2;0,95} = 5,99$, $\chi^2_{3;0,95} = 7,81$, $\chi^2_{4;0,95} = 9,49$).

Gruppe	Untergruppen	n	Mittlere Keimrate [%]	χ^2
Alle Samen	Winterweizen	2731	21,21	0,05
	Wintergerste	2310	23,43	
Alle Samen	1992	1016	18,66	35,57
	1993	1170	25,42	
	1994	1155	25,07	
	1995	1070	17,41	
Alle Samen	Erntegut	1695	15,30	61,65
	Probepflanzen	3346	25,10	
Winterweizen	Erntegut	585	17,37	5,81
	Probepflanzen	2146	22,47	
Wintergerste	Erntegut	1110	13,33	75,34
	Probepflanzen	1200	30,16	
Winterweizen	SBKL1	100	3,00	42,60
	SBKL2	346	27,52	
	SBKL3	340	25,00	
	SBKL4	340	28,24	
	SBKL5	320	15,63	
Wintergerste	SBKL1	50	8,00	15,54
	SBKL2	290	36,21	
	SBKL3	360	33,33	

3.3.6 Keimfähigkeit der neu gebildeten Samen

Die Keimfähigkeit von Samen kann von verschiedenen Faktoren beeinflusst werden. Das Erntejahr der Samen und der Erntetermin innerhalb des Jahres (Samen der Probepflanzen oder des Erntegutes) waren signifikant für die Keimrate der neu gebildeten Samen (**Tabelle 3-6**). Samen der Probepflanzen keimten mit 25,1 % signifikant besser als Samen aus dem Erntegut (15,3 %). Die Getreidekultur, in der sich die Samen entwickelten, hatte dagegen keinen Einfluss auf die Keimfähigkeit.

3.4 Diskussion

Langfristig können populationsdynamische Effekte von Unkräutern die Erträge von Kulturpflanzen und die Wirtschaftlichkeit des Pflanzenbaues beeinflussen. Je länger Feldversuche laufen, umso sicherer und differenzierter werden die Aussagen zu kumulativen und signifikanten Effekten, zum Einfluss von Extremsituationen auf die langfristige Entwicklung. Langzeiteffekte zur Populationsdynamik werden frühestens nach fünf, oft erst nach 20 Jahren sichtbar (FIRBANK 1993, PALLUTT 2010). Der Anbau von fünf aufeinanderfolgenden Rotationen der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste hat erstmalig die Möglichkeit geboten, für eine *A. spica-venti* Population Aussagen über kumulativ wirkende Langzeiteffekte zu treffen.

Von besonderem Interesse war die Frage, wie schnell und nachhaltig die unterlassene Kontrolle in den Getreidekulturen auf *A. spica-venti* wirken wird. Inwiefern und wie schnell eine Population sich ändert ist abhängig von der Ausgangsverunkrautung, der Bewirtschaftung und standörtlichen Gegebenheiten.

Die im Feld sichtbaren Pflanzen machen im Gegensatz zu den im Boden verborgenen Samen den geringeren Teil der Gesamtpopulation einer Unkrautart aus. In der hier vorgestellten Studie haben die beiden Teilpopulationen sehr unterschiedliche Entwicklungen genommen. Während im Laufe der fünf Rotationen der Samengehalt im Boden deutlich angestiegen ist, hat sich die Feldpopulation indifferent gezeigt.

Der anfängliche Bodensamengehalt von *A. spica-venti* mit Median etwa 1.000 Samen pro m² (0-25 cm Tiefe) hat ungefähr den Gehalten anderer mitteleuropäischer Ackerbaustandorte entsprochen (ALBRECHT & BACHTHALER 1989, OTTE 1990). BUCHLI (1936) zitiert SCHEWELEW (1912) mit bis zu 4.800 Samen/m² für die oberen 1-2 cm des Bodens im St. Petersburger Raum. Für die Pflugsohle werden maximal 5.580 Samen/m² (0-25 cm Tiefe) für

A. spica-venti in einem mitteleuropäischen Feld angegeben (ALBRECHT & BACHTHALER 1989). Solche Vergleiche können jedoch nur sehr grob sein. Je nach Beprobungstiefe und Methode, mit der die Bodensamengehalte bestimmt worden sind, können die Ergebnisse sehr unterschiedlich ausfallen (JENSEN 1969).

Das Unterlassen jeglicher Bekämpfung in den Getreidekulturen hat *A. spica-venti* die zweimalige Aussamung innerhalb einer Rotation ermöglicht, so dass nach fünf Rotationen mit einem medianen Samengehalt von 9.500 Samen pro m² (0-25 cm Tiefe) deutlich höhere Samengehalte ermittelt worden sind als zu Beginn des Versuchszeitraumes. Die Erhöhung trat wider Erwarten jedoch relativ langsam ein. Die effektive Samenproduktion von *A. spica-venti* zwischen den Versuchsjahren 1982 und 1991 kann – da keine Daten zur Verfügung gestanden haben – nur indirekt anhand der Zugehörigkeit der Pflanzen vor der Ernte zu den einzelnen Samenbildungsklassen abgeschätzt werden. Demnach gab es in den ersten Versuchsjahren die höchste Abundanz von Pflanzen mit hoher und sehr hoher Samenbildung des gesamten Versuchszeitraumes. Das hat sich nicht unmittelbar in den Bodensamengehalten widerspiegelt. Jahres- und kulturbedingte Einflüsse sind nicht direkt am Bodensamenvorrat sichtbar geworden. Verschiedene Gründe kommen dafür in Frage.

Zunächst ist der Ausgangsbodensamenvorrat zu Versuchsbeginn relativ niedrig gewesen. Ein großer Teil der neu gebildeten Samen kann, wie bereits von HAGEMEISTER & HEITEFUSS (1988) angenommen, von vornherein taub gewesen sein. In der vorliegenden Studie sind – unabhängig von der Getreideart, in der sich *A. spica-venti* entwickelt hat – weniger als 25 % der Samen als keimfähig ermittelt worden. Ein großer Teil neu gebildeter Samen kann durch Fraß oder mikrobiellen Abbau einer Population verloren gehen (BAGAVATHIANNAN & NORSWORTHY 2013). Trotz der geringen Größe der Samen, werden diese sehr wohl von Prädatoren aufgenommen (TÜRKE et al. 2013). Bis zu 30 % der in Freilandversuchen ausgelegten Samen sind auf diese Weise eliminiert worden (FISCHER et al. 2011). Verbleiben Samen von *A. spica-venti* oder anderen Grasarten auf der Bodenoberfläche, verlieren sie weitaus schneller ihre Lebensfähigkeit als im Boden vergrabene oder mit Stroh bedeckte (WALLGREN & AVHOLM 1978, MELANDER et al. 2008, JENSEN 2009).

Die relativ kleinen Samen von *A. spica-venti* können leicht in tiefere Schichten des Bodens gelangen (WESTERMAN et al. 2009). Je nach Niederschlagsintensität werden bis zu 5 % der neu gebildeten Samen in den Boden eingeschwemmt (KLEMM 1990). Der primäre Faktor, der zu einer Verlagerung der Samen von der Bodenoberfläche in den Boden hinein führt, ist jedoch die Bodenbearbeitung. Die in den beiden Getreidekulturen neu gebildeten Samen wurden zunächst quasi in verschiedenen Lagen im Boden angereichert. Mit dem Pflug sind

die Samen bis auf die Pflugsohle befördert worden, ehe sie mit der nächsten Wendung wieder in die Nähe der Bodenoberfläche gelangten. Die regelmäßig wendende Bodenbearbeitung hat nach und nach zu einer Durchmischung und gleichmäßigen Anreicherung innerhalb der Pflugsohle geführt (CARDINA et al. 2002).

Während der Samengehalt in der Pflugsohle für die langfristige, potenzielle Verunkrautung von Bedeutung ist, ist vielmehr der Samengehalt der obersten Bodenschicht für die kurzfristige Etablierung im Feld entscheidend. Aufgrund der wendenden Bodenbearbeitung sind auf der Weendelsbreite die Sameneinträge des vorletzten Jahres für den Auflauf in den Kulturen relevant gewesen. Die Nichtregulierung des Unkrautwachstums hat nicht in dem gleichen Maße zu einer Erhöhung der Abundanz von *A. spica-venti* im Feld geführt, wie es für den Bodensamenvorrat beobachtet wurde. Einerseits haben die für *A. spica-venti* ungünstigen Keimbedingungen in den Rüben den Auflauf von Pflanzen unterbunden. Andererseits tritt nach dem Unterlassen von Regulierungsmaßnahmen nicht zwangsläufig eine signifikante Zunahme der Abundanz ein – auch wenn zeitweilig deutliche Erhöhungen auftreten können (OTTE 1990, DOUCET et al. 1999, BELDE et al. 2000). Viel stärker als die Höhe des Bodensamenvorrates scheinen die edaphischen und klimatischen Bedingungen den Auflauf von *A. spica-venti* zu bestimmen (MELANDER et al. 2008).

Bemerkenswert war, dass sich zwischen dem Winterweizen und der Wintergerste die Dichten von *A. spica-venti* über den gesamten Versuchszeitraum betrachtet weder im Frühjahr noch vor der Ernte unterschieden. Mit Fortschritt des Versuches glichen sich die Dichten in den einzelnen Jahren immer mehr an, versuchsbedingte Streifenunterschiede wurden zunehmend egalisiert. Die optimal etablierten und konkurrenzstarken Kulturpflanzenbestände (HAGEMEISTER 1986, KAISER 1989) haben dazu geführt, dass auch ohne direkte Kontrollmaßnahmen eine deutliche Reduzierung der Dichten von *A. spica-venti* während der Kulturphasen stattfand. Darauf weist auch die Bestockung des Grases hin. Für die Weendelsbreite wurden mittlere Bestockungsraten von 2,51 Rispen/Pflanze in der Wintergerste und 4,22 Rispen/Pflanze im Winterweizen ermittelt, was mit den Untersuchungen von RODER et al. (1984) und MELANDER (1995) im Einklang steht. Entgegen den Untersuchungen von KÖTTER (1991) war der Unterschied zwischen den Getreidekulturen signifikant und bestätigt die zum Winterweizen vergleichsweise höhere Konkurrenzkraft der Wintergerste gegenüber *A. spica-venti* (CLARKE 2002).

Die Anzahl der rispentragenden Halme erklärt statistisch gut die pro Pflanze gebildete Samenanzahl. Die Korrelation war enger als für die von HAGEMEISTER & HEITEFUSS (1988) ausgewerteten Daten der Jahre 1983 und 1984, was auf den starken Einfluss jährlich

variierender Entwicklungsbedingungen weist. In ihrer Analyse – wie auch für *Alopecurus myosuroides* von Moss (1983) ermittelt – war die Samenzahl am stärksten mit der Rispen- bzw. Ährenlänge korreliert.

Weder die Samenproduktion von *A. spica-venti* noch die Keimfähigkeit der Samen unterschieden sich auf der Weendelsbreite zwischen den Getreidekulturen. Sehr große Differenzen wurden indes für die mit dem Erntegut vom Feld entfernten Samen ausgemacht. Während mit der Wintergerste sehr viele Samen von *A. spica-venti* vom Feld entfernt wurden, wurden im Erntegut des Winterweizens kaum Samen gefunden. Eine wichtige Eigenschaft von Unkräutern im Gegensatz zu Kulturpflanzen ist, dass ihre Samen nach der morphologischen Reife möglichst bald abfallen. Das legt für die Samengehalte im Erntegut den Schluss nahe, dass *A. spica-venti* im Winterweizen stärker ausreifen konnte. Die Anreicherung von *A. spica-venti* im Boden ist demnach fast ausschließlich auf den Anbau des Winterweizens zurückzuführen. Kommt es nur sporadisch, im Abstand mehrerer Jahre zu einer hohen Samenbildung im Winterweizen, hält sich die Zunahme im Bodensamenvorrat in Grenzen und kann zwischenzeitlich gar reduziert werden. Treten derartige Samenjahre jedoch regelmäßig – wie in der vierten und fünften Rotation des Versuches – auf, kann das in einer signifikanten Erhöhung des Bodensamenvorrates resultieren. Das Jahr 1996 zeigte, dass der Rückgang des Bodensamengehaltes mitunter kurzfristig deutlich erkennbar sein kann, wenn der Sameneintrag einmal außergewöhnlich gering in einer Reihe von Jahren ausfällt. Verursacht worden ist das einerseits durch eine sehr geringe Samenbildung im Winterweizen, andererseits ist die Wintergerste 1996 sehr früh geerntet worden. Dadurch wurden sehr viele Samen von *A. spica-venti* aus der Population entfernt. Allein der Erntezeitpunkt hat einen sehr großen Einfluss auf die Entwicklung von *A. spica-venti*. Besonderes Augenmerk im Hinblick auf das praktische Management sollte auf die Entwicklung im Winterweizen gelegt werden.

3.5 Literatur

- Albrecht, H. & Bachthaler, G. (1989). Unkrautsamengehalte und Bodeneigenschaften von Ackerflächen in Bayern. *Weed Research*, 30, 101–108.
- Andreasen, C. & Streibig, J. C. (2010). Evaluation of changes in weed flora in arable fields of Nordic countries – based on Danish long-term surveys. *Weed Research*, 51, 214–226.
- Bagavathiannan, M. V. & Norsworthy, J. K. (2013). Postdispersal loss of important arable weed seeds in the midsouthern United States. *Weed Science*, 61, 570–579.

- Belde, M., Mattheis, A., Sprenger, B. & Albrecht, H. (2000). Langfristige Entwicklung ertragsrelevanter Ackerwildpflanzen nach Umstellung von konventionellem auf integrierten und ökologischen Landbau. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Sonderheft, XVII*, 291–301.
- Buchli, M. (1936). *Oekologie der Ackerunkräuter der Nordostschweiz*. Bern: Hans Huber.
- Cardina, J., Herms, C. P. & Doohan, D. J. (2002). Crop rotation and tillage system effects on weed seedbanks. *Weed Science*, 50, 448–460.
- Clarke, J. (2002). Weed management strategies for winter cereals. In Naylor, R. E. L. (Ed.), *The weed management handbook* (9th ed., pp. 354–358). Oxford: Blackwell Science.
- Doucet, C., Weaver, S. E., Hamill, A. S. & Zhang, J. (1999). Separating the effects of crop rotation from weed management on weed density and diversity. *Weed Science*, 47, 729–735.
- Firbank, L. G. (1993). Short-term variability of plant populations within a regularly disturbed habitat. *Oecologia*, 94, 351–355.
- Fischer, C., Thies, C. & Tschardt, T. (2011). Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 297–303.
- Froud-Williams, R. J. & Chancellor, R. J. (1982). A survey of grass weeds in cereals in central southern England. *Weed Research*, 22, 163–171.
- Gerowitt, B. & Bodendörfer, H. (1998). Long-term population development of *Viola arvensis* Murr. in a crop rotation. I. Field experiments. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection*, 105, 641–654.
- Gerowitt, B. & Bodendörfer, H. (2001). Long-term population development of *Viola arvensis* Murray in a crop rotation. II. Modelling population development. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection*, 108, 269–283.
- Hagemeister, H. (1986). *Untersuchungen zur Entwicklung der Verunkrautung in der Fruchtfolge Rüben - Winterweizen - Wintergerste bei unterschiedlicher Bekämpfungsintensität unter Berücksichtigung von Schadensschwellen*. Diss. Universität Göttingen.
- Hagemeister, H. & Heitefuss, R. (1988). Ein Beitrag zur Populationsdynamik und Samenbildung von Windhalm, *Apera spica-venti*. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Sonderheft, XI*, 83–89.
- Heitefuss, R., Bodendörfer, H. & Gerowitt, B. (1994). *Langfristige Entwicklung und Simulation der Verunkrautung in der Fruchtfolge Rüben-Winterweizen-Wintergerste bei unterschiedlicher Häufigkeit der Bekämpfung und unter Berücksichtigung von*

- Schadensschwellen*. In Heitefuss, R. (Hrsg). *Integrierte Pflanzenproduktion II. Abschlussbericht zum Schwerpunktprogramm "Entwicklung eines integrierten Systems der Pflanzenproduktion unter Beachtung ökonomischer und ökologischer Aspekte des Pflanzenschutzes im Weizen"*. DFG-Forschungsbericht. (pp. 214–229).
- Heitefuss, R., Bodendörfer, H., Gerowitt, B. & Kaiser, F. (1990). Langfristige Entwicklung und Simulation einer Unkrautpopulation in der Fruchtfolge Rüben-Winterweizen-Wintergerste bei unterschiedlicher Häufigkeit der Bekämpfung. *Proc. EWRS Symposium. Integrated Weed Management in Cereals* (pp. 153–161). Helsinki.
- Jensen, H. A. (1969). Content of buried seeds in arable soil in Denmark and its relation to the weed population. *Dansk Botanisk Arkiv*, 27 (2), 1–56.
- Jensen, P. K. (2009). Longevity of seeds of four annual grass and two dicotyledon weed species as related to placement in the soil and straw disposal technique. *Weed Research*, 49, 592–601.
- Kaiser, F. (1989). *Langfristige Beurteilung und Vorausschätzung der Unkrautdichte in der Fruchtfolge Rüben-Winterweizen-Wintergerste bei unterschiedlicher Bekämpfungshäufigkeit im Getreide unter Berücksichtigung von Schadensschwellen*. Diss. Universität Göttingen.
- Kaiser, F., Hagemester, H. & Heitefuss, R. (1990). *Langfristige Entwicklung der Verunkrautung in der Fruchtfolge Rüben-Winterweizen-Wintergerste bei unterschiedlicher Bekämpfungsintensität unter Berücksichtigung von Schadensschwellen*. In Heitefuss (Hrsg). *Integrierte Pflanzenproduktion. Bericht zum Schwerpunktprogramm "Entwicklung eines integrierten Systems der Pflanzenproduktion unter Beachtung ökonomischer und ökologischer Aspekte des Pflanzenschutzes im Weizen"*. DFG-Forschungsbericht. (pp. 214–229).
- Klemm, M. (1990). Ein Beitrag zur Dynamik des keimfähigen Windhalmkaryopsengehaltes im Boden. *Tag.-Ber., Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR*, 286, 77–84.
- Kötter, U. (1991). Entwicklung und Konkurrenzverhalten von Windhalm (*Apera spica-venti*) in Winterweizen und Winterroggen. *Gesunde Pflanzen*, 43, 184–189.
- Liebman, M. & Dyck, E. (1993). Weed management. A need to develop ecological approaches. *Ecological Applications*, 3, 39–41.
- Lorenz, M., Fürst, C. & Thiel, E. (2013). A methodological approach for deriving regional crop rotations as basis for the assessment of the impact of agricultural strategies using soil erosion as example. *Journal of Environmental Management*, 127, S37–S47.
- Massa, D., Kaiser, Y. I., Andújar-Sánchez, D., Carmona-Alfárez, R., Mehrstens, J. & Gerhards, R. (2013). Development of a geo-referenced database for weed mapping and analysis of agronomic factors affecting herbicide resistance in *Apera spica-venti* L. Beauv. (silky windgrass). *Agronomy*, 3, 13–27.
- Melander, B. (1995). Impact of drilling date on *Apera spica-venti* L. and *Alopecurus myosuroides* Huds. in winter cereals. *Weed Research*, 35, 157–166.

- Melander, B., Holst, N., Jensen, P. K., Hansen, E. M. & Olesen, J. E. (2008). Apera spica-venti population dynamics and impact on crop yield as affected by tillage, crop rotation, location and herbicide programmes. *Weed Research*, 48, 48–57.
- Mortensen, D. A., Bastiaans, L. & Sattin, M. (2000). The role of ecology in the development of weed management systems: an outlook. *Weed Research*, 40, 49–62.
- Moss, S. R. (1983). The production and shedding of Alopecurus myosuroides Huds. seeds in winter cereals crops. *Weed Research*, 23, 45–51.
- Nave, S., Jacquet, F. & Jeuffroy, M.-H. (2013). Why wheat farmers could reduce chemical inputs: evidence from social, economic, and agronomic analysis. *Agronomy for sustainable development*, 33, 795–807.
- Otte, A. (1990). Die Entwicklung von Ackerwildkraut-Gesellschaften auf Böden mit guter Ertragsfähigkeit nach dem Aussetzen von Unkrautregulierungsmaßnahmen. *Phytocoenologia*, 19, 43–92.
- Pallutt, B. (2010). 30 Jahre Dauerfeldversuche zum Pflanzenschutz. *Journal für Kulturpflanzen*, 62, 230–237.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roder, W., Peters, I., Reinsch, B., Eggert, H. & Kalmus, A. (1984). Ergebnisse aus mehrjährigen Untersuchungen zum Einfluß der Bestandesdichte von Wintergetreidearten auf die Entwicklung des Windhalms (Apera spica-venti (L.) P.B.). *Nachrichtenblatt des Pflanzenschutzdienstes der DDR*, 38, 53–55.
- Sachs, L. & Hedderich, J. (2006). *Angewandte Statistik. Methodensammlung mit R* (9. ed., p. 702). Berlin, Heidelberg: Springer Verlag.
- Schwarz, J. & Moll, E. (2010). Entwicklung der Verunkrautung in Abhängigkeit von Fruchtfolge und Herbizidintensität. *Journal für Kulturpflanzen*, 62, 317–325.
- Steinmann, H.-H. & Dobers, E. S. (2013). Spatio-temporal analysis of crop rotations and crop sequence patterns in Northern Germany: potential implications on plant health and crop protection. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 120, 85–94.
- Türke, M., Blattmann, T., Knop, E., Kindermann, A., Prestele, J., Marquez, L., ... Fischer, C. (2013). Weeds and endangered herbs have unforeseen dispersal helpers in the agri-environment: gastropods and earthworms. *Renewable Agriculture and Food Systems*, 28, 380–383.
- Wallgren, B. & Avholm, K. (1978). Dormancy and germination of Apera spica-venti L. and Alopecurus myosuroides Huds. seeds. *Swedish Journal of Agricultural Research*, 8, 11–15.
- Westerman, P. R., Dixon, P. M. & Liebman, M. (2009). Burial rates of surrogate seeds in arable fields. *Weed Research*, 49, 142–152.

4 Die Schätzung populationsdynamischer Parameter für *Apera spica-venti* mit linearen gemischten Modellen

Zusammenfassung

Apera spica-venti ist ein winterannuelles Ungras, das insbesondere im nord-, ost- und mitteleuropäischen Getreideanbau zu beträchtlichen Ertragseinbußen führen kann. Es wurden die Daten eines langjährigen Feldversuches verwendet, um Faktoren wie Wachstum, Überleben und Reproduktion quantitativ zu beschreiben. Ausgehend von der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste wurden kulturartenspezifisch neun Parameter zur Beschreibung des Lebenszyklusses geschätzt.

Die Anwendung linearer gemischter Modelle hat nicht nur die Analyse der mittleren Werte ermöglicht, sondern ebenfalls die Varianz dieser. Die jährliche Variation war für alle Modelle signifikant. Die räumliche Variation hat in den auf den Bodensamenvorrat bezogenen Parametern, wie den Auflaufraten und der Mortalität der Samen im Boden, eine Rolle gespielt.

Die Ergebnisse können für die Parametrisierung eines populationsdynamischen Simulationsmodells genutzt werden und bieten zudem gute Grundlagen für Managementstrategien, die nicht nur auf den Einsatz von Herbiziden abzielen.

Stichwörter: Parameterschätzung, Populationsdynamik, Stochastik, umweltbedingte und zeitliche Heterogenität, Windhalm

4.1 Einleitung

Populationsdynamik ist die Basis der Überlebensstrategie von Unkräutern, aber auch ein Abbild der pflanzenbaulichen Produktion. Das Verständnis um die Autökologie einer Art und der Dynamik in ihren Populationen ist von grundlegender Bedeutung für ein erfolgreiches Management (VAN ACKER 2009). Die Entwicklung eines quantitativen Verständnisses der Faktoren, die das Wachstum, das Überleben und die Reproduktion beeinflussen, trägt zum Verstehen von Wachstum und Beständigkeit von Unkrautpopulationen bei.

Vorhersagen über die Dynamik von Populationen können nicht anhand einfacher Beobachtungen oder experimenteller Analysen getroffen werden. Simulationsmodelle bieten

die Möglichkeit, die Dynamik von Unkrautpopulationen qualitativ aber insbesondere quantitativ einschließlich der umweltbedingten Störungen und Variationen unter der Einwirkung eines bestimmten Managements zu beschreiben (COUSENS 1995). Stochastische Modelle haben das Potenzial allgemeingültig zu sein (HOLST et al. 2007), da sie – im Gegensatz zu deterministischen Modellen – den dem Modell innewohnenden Unsicherheiten (Variation zwischen Jahren und Standorten, Varianz der Parameterschätzwerte) gerecht werden können (DOYLE 1991, COUSENS 1995, BUCKLEY et al. 2003a, b).

Häufig wird zur Ermittlung populationsdynamischer Parameter der Lebenszyklus einer Art in einzelne Entwicklungsstadien unterteilt (HOLST et al. 2007). COUSENS & MORTIMER (1995) fassen diese Art der Herangehensweise unter multi stage models zusammen. Jedoch stehen nur selten umfassende artspezifische Datensätze dafür zur Verfügung (FIRBANK et al. 1985, FERNANDEZ-QUINTANILLA 1988). Es werden daher viel häufiger einzelne und kürzere Studien und Versuche zur Ermittlung populationsdynamischer Parameter durchgeführt, da diese sich leichter durchführen aber auch sehr spezifisch ausrichten lassen (FRECKLETON & WATKINSON 1998, COLBACH et al. 2006, GARDARIN et al. 2010, BAGAVATHIANNAN et al. 2013). Anschließend werden die einzelnen Ergebnisse und Parameter in einem Modell zusammengeführt (MOKHTASSI-BIDGOLI et al. 2013). In der hier vorgestellten Studie ist eine andere Herangehensweise gewählt worden. Für die Parameterschätzung haben jährlich über einen langen Zeitraum erhobene Daten für die Pflanzendichten im Feld und der Bodensamenbank zur Verfügung gestanden. Allein diese sollen für die Schätzung der Parameter und das anschließend zu konstruierende populationsdynamische Modell für *Apera spica-venti* genutzt werden.

“One year’s seeding, seven years weeding” – geflügelte Worte, die zwei Aspekte von Unkräutern beinhalten. Einerseits können bereits wenige Pflanzen ausreichen, dass Populationen innerhalb weniger Generationen ein beträchtliches Ausmaß annehmen können, andererseits behalten die Samen vieler Unkräuter über einen längeren Zeitraum ihre Lebensfähigkeit (NAYLOR 2002). Die Überlebensdauer der Samen von *A. spica-venti* im Boden wird in der Literatur als eher kurz beschrieben (PIEPER 1912, SALZMANN 1954, KOCH 1969). Jedoch kann die Samenproduktion einzelner Pflanzen je nach Entwicklungsbedingungen sehr groß sein (vgl. **Kapitel 3.3.4**, MELANDER 1993, 1995). Wie schnell und stark das Wachstum einer Population voranschreitet, ist neben den klimatischen und edaphischen Bedingungen abhängig von der angebauten Kultur, der Fruchtfolge, dem Ausgangsbodensamenvorrat und den Bodenbearbeitungsmaßnahmen (MELANDER et al. 2008).

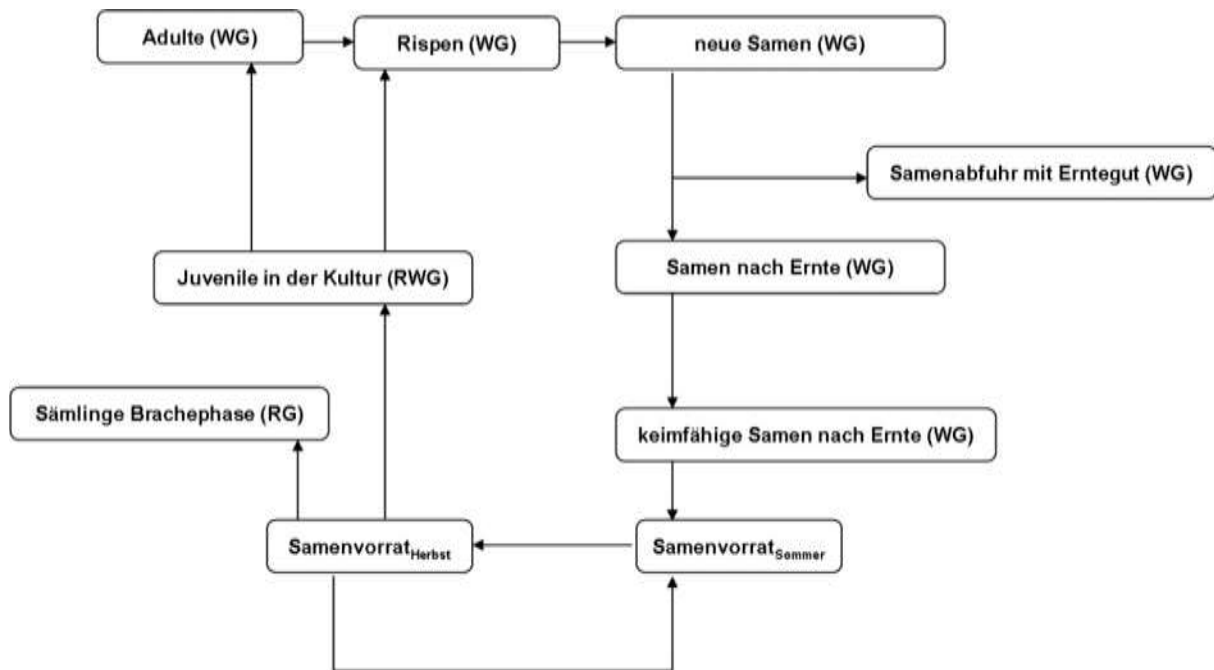


Abbildung 4-1: Die Zustandsgrößen im Lebenszyklus von *A. spica-venti* in der Fruchtfolge Rüben (R) – Winterweizen (W) – Wintergerste (G).

HEITEFUSS et al. (1990, 1994) haben bereits die Beobachtungen im Langzeitversuch der Weendelsbreite für die Schätzung populationsdynamischer Parameter für *A. spica-venti* genutzt. Jedoch haben die Autoren basierend auf einem Teilzeitraum (bis 1990) des Gesamtversuches mittlere, fixierte Parameter ohne Varianzen berechnet. Ziel der hier vorgestellten Dissertation ist die Entwicklung eines stochastischen Simulationsmodells der Populationsdynamik von *A. spica-venti*. Das setzt voraus, dass neben den mittleren Parametern deren Varianzen bekannt sind. Wie bereits im vorangegangenen **Kapitel 3** gezeigt wurde, können die variierenden Bedingungen einzelner Jahre einen starken Einfluss auf die Entwicklung von *A. spica-venti* ausüben.

Abbildung 4-1 gibt das Schema des zu entwickelnden Simulationsmodells mit den Zustandsgrößen (basierend auf den im Feldversuch erhobenen Daten) wieder. Der Lebenszyklus von *A. spica-venti* beginnt mit dem Bodensamenvorrat_{Herbst}. Aus diesem können Pflanzen während der Brachephasen und in den Kulturen auflaufen. Ein Teil der Jungpflanzen kann das Adultenstadium erreichen. Adulte Pflanzen können Rispen ausbilden und neue Samen bilden, die entweder mit dem Erntegut aus der Population entfernt werden oder im Feld verbleiben. Der keimfähige Teil der im Feld verbleibenden Samen (keimfähige Samen nach Ernte) kann letztendlich zur Erneuerung und zum Aufbau der Bodensamenbank beitragen. Die alten im Boden verbliebenen Samen haben während der Anbausaison

Abbauprozessen unterlegen. Wie stark diese den Bodensamenvorrat reduziert haben, wird mit der Abbaurate beschrieben. Letztendlich wird die berechnete Bodensamenbank des Sommers ($\text{Samenvorrat}_{\text{Sommer}}$) der tatsächlich bestimmten des Herbstes ($\text{Samenvorrat}_{\text{Herbst}}$) angepasst.

Ziel dieses Kapitels ist es, mit linearen gemischten Modellen kulturartenspezifisch populationsdynamische Parameter einschließlich ihrer Varianz für Wachstum, Überleben und Reproduktion für *A. spica-venti* aus den Daten des 15jährigen Feldversuchs der Weendelsbreite zu schätzen.

4.2 Material und Methoden

Für die Anwendung linearer gemischter Modelle war zunächst eine Aufbereitung der zur Verfügung stehenden Daten notwendig.

4.2.1 Daten und Datenaufbereitung

Die zur Verfügung stehenden Daten wurden in dem Zeitraum 1982 bis 1996 im Feldversuch der Weendelsbreite mit der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste ermittelt. In den Getreidekulturen fand keinerlei, in den Rüben hingegen eine komplette Bekämpfung der aufgelaufenen *A. spica-venti* nach der Bonitur der Pflanzendichte im Frühjahr statt. Pro Kultur wurden jeweils drei Parzellen beprobt. Für weitere Details bezüglich der Versuchsdurchführung siehe die **Abschnitte 3.2.1 und 3.2.2**.

Für die Schätzung der einzelnen Parameter standen Daten aus zum Teil voneinander abweichenden Zeiträumen zur Verfügung:

- **Pflanzenbezogene Parameter** – Auflaufraten während der Brachephasen (*abr*) und in den Kulturen (*ak*), Adultenrate (*adult*), die den Anteil der adulten aus den juvenilen Pflanzen beschreibt – sind mit Daten der Jahre 1982 bis 1996 geschätzt worden, während für die
- **samenbezogenen Parameter** – Bildung von Rispen in Abhängigkeit der juvenilen (*risp_juv*) wie auch der adulten (*risp_adult*) Pflanzen, Samenproduktion (*SP*), Export (*e*) neu gebildeter Samen mit dem Erntegut der Getreidekulturen sowie andere Samenverluste (*v2*) nach der Ernte – Daten aus dem deutlich kürzeren Zeitraum 1992 bis 1996 zur Verfügung standen.

- Die **Abbaurate des Bodensamenvorrates** (*vl*) ist mit Daten der ersten 10 Versuchsjahre – 1982 bis 1991 – ermittelt worden, da es später zu nicht geklärten Sameneinträgen gekommen ist.

Die Erhebung der Daten wurde in den Versuchspartzen zu verschiedenen Zeitpunkten eines Anbaujahres mit unterschiedlichem Flächenbezug (Größe und Lage) durchgeführt. Eine direkte 1:1 Kombination der Daten zweier aufeinanderfolgender Entwicklungsstadien – wie es die Anwendung statistischer Modelle voraussetzt – war auf diese Weise nicht möglich. Eine Zusammenfassung der 4, 8, 10 oder 24 Werte pro Versuchspartze zu einem einzigen hätte nicht nur die Varianz der Daten beeinflusst (MARSHALL 1988). In einigen Fällen wären auf diese Weise nur 15 Werte pro Kultur in die Analyse eingegangen. Da die Modelle kulturartenspezifisch aufgestellt werden sollten (ZWERGER & HURLE 1988, 1990), wäre die Anzahl der Datensätze für die Anwendung statistischer Modelle als sehr gering zu bewerten gewesen (SACHS & HEDDERICH 2006).

Die Daten sollten daher mit dem Flächen- bzw. Volumenbezug sowie in der Anzahl, wie im Feld erhoben, in die Modellbildung eingehen. Das erforderte die Aufbereitung der Daten dahingehend, dass Unterstichproben (subsamples) gebildet und Daten zufällig miteinander kombiniert wurden. Um auszuschließen, dass durch diese Art der Datenaufbereitung (zufällige Selektion einiger Daten aus der Gesamtheit der erhobenen und die zufällige Kombination der Daten) möglicherweise nicht die gesamte Variationsbreite der Daten erfasst wurde, sind die Datensätze (in Abhängigkeit der Anzahl der Erhebungen pro Partze) mehrfach zusammengestellt worden. Die variierende Anzahl und der jeweils unterschiedliche Flächenbezug haben zu folgenden Datenkombinationen geführt:

- Für die Parameter des Auflaufs (*abr*, *ak*) wurden jeweils 8 von 8 bzw. von 24 Werten der Pflanzendichte (Erhebungen auf $1 * 8 * 0,125 \text{ m}^2 = 1 \text{ m}^2$ oder auf $3 * 8 * 0,125 \text{ m}^2 = 3 \text{ m}^2$, vgl. **Abbildung 3-1** in **Kapitel 3**) mit 8 von 10 bzw. von 20 (nur in den Jahren 1982, 1984) Werten des Bodensamenvorrates zufällig kombiniert. Auf diese Weise wurden 5 (bei Erhebung der Pflanzendichte auf $1 * 8 * 0,125 \text{ m}^2$) bzw. 15 (bei Erhebung der Pflanzendichte auf $3 * 8 * 0,125 \text{ m}^2$) Datensätze je Kultur und Jahr erstellt.
- Für die Schätzung der samenbezogenen Parameter Bestockung der juvenilen Pflanzen (*risp_juv*), Bestockung der adulten Pflanzen (*risp_adult*) und der Samenproduktion (*SP*) wurde jeder einzelnen *A. spica-venti* Pflanze, die vor der Ernte in den Getreidekulturen stand, eine der Probepflanzen (vgl. dazu **Kapitel 3.2.2.3**) zugewiesen. An den Probepflanzen wurden die Anzahl der Rispen und der neu gebildeten Samen

spezifisch für die angebaute Kultur, die jeweilige Samenbildungs-kategorie (SBKL, vgl. **Kapitel 3.2.2.3**) und das Erhebungsjahr (1992 bis 1996) bestimmt. Entsprechend dieser Spezifizierungen wurde jede *A. spica-venti* im Feld mit einer der Probepflanzen zufällig und mit Zurücklegen kombiniert.

- Für die Bestimmung der Parameter Adultenrate (**adult**) und der Bestockungsrate juveniler Pflanzen (**risp_juv**) wurde die Anzahl der Adulten bzw. Rispen (Erhebungen auf $4 * 0,5 \text{ m}^2$ je Parzelle) mit den juvenilen Pflanzen des Frühjahrs (Erhebungen auf $24 * 0,125 \text{ m}^2$ je Parzelle) in der Weise kombiniert, dass viermal jeweils vier zufällig ohne Zurücklegen gezogene Werte ($\hat{a} \ 0,125 \text{ m}^2$) auf den gleichen Flächenbezug aufsummiert wurden ($4 * 0,125 \text{ m}^2 = 0,5 \text{ m}^2$). Auf diese Weise wurden 10 Datensätze je Kultur und Jahr erstellt.

Alle Daten gingen in die statistische Modellbildung mit dem natürlichen Logarithmus transformiert ein. Um sicher zu stellen, dass Nullwerte nicht von der Analyse ausgeschlossen wurden, ist zu jedem Wert eine 1 addiert worden.

4.2.2 Statistische Analyse

Die Schätzung der populationsdynamischen Parameter wurde kulturartenspezifisch (ZWERGER & HURLE 1988, 1990) mit linearen gemischten Modellen (linear mixed effects models, LMER) durchgeführt. Die Anwendung dieser Methode ist im Hinblick auf die Entwicklung und Parametrisierung des Simulationsmodells geschehen: während der Berechnungen sollten Datentransformationen und unterschiedliche Fehlerstrukturen möglichst vermieden werden.

Erklärende Variablen (feste Faktoren) waren für die Schätzung aller Parameter (Ausnahme Abbaurate Bodensamenvorrat) die Anzahl der Individuen im vorangegangenen Entwicklungsstadium. Wenn die zu analysierenden Daten den gesamten Versuchszeitraum (die pflanzenbezogenen Parameter unter **Kapitel 4.2.1**) umfassten, wurde als eine weitere erklärende Variable die Dauer des Versuches in das Modell aufgenommen. Für die Bestimmung der Abbaurate des Bodensamenvorrates wurden nur die Jahre als erklärende Variable in das Modell aufgenommen.

Die Feldstreifen, Querblöcke und Parzellen und/oder die Jahre wurden als zufällige Effekte in die Modelle aufgenommen. Sie wurden als voneinander unabhängig und normal verteilt angenommen.

4.2.3 Selektion des minimal adäquaten statistischen Modells

Die Aufstellung und Selektion auf das minimal beste Modell wurde kulturartenspezifisch anhand des Protokolls von ZUUR et al. (2009) durchgeführt. Ausgehend von einem vollen linearen gemischten Modell, das alle verfügbaren fixen und zufälligen Effekte enthielt, wurden mittels einer rückwärts gerichteten Selektion die die Parameter bestimmenden Faktoren ermittelt. Die Selektion wurde in vier Schritten durchgeführt:

- 1) Zunächst wurde mit einem likelihood ratio Test geprüft, ob die Berücksichtigung von Zufallseffekten der Datenstruktur besser Rechnung trug als ein einfaches lineares Modell. Bei einem signifikanten Testergebnis ($p < 0,05$) wurde das gemischte Modell als die bessere Lösung angenommen.
- 2) Im folgenden Schritt wurde die optimale Struktur der zufälligen Effekte ermittelt. Dafür wurden die Modelle mit dem restricted maximum likelihood (REML) Ansatz berechnet. So konnte für den Vergleich zweier Modelle, die sich nur in ihren zufälligen Effekten unterschieden, der likelihood ratio Test angewendet werden. Ein weiteres Auswahlkriterium war der AIC (Akaike Information Criterion). In der Berechnung des Kriteriums wird die Anzahl der Parameter im Modell berücksichtigt (BURNHAM & ANDERSON 2002). Ein geringerer Wert weist auf ein einfacheres und daher besseres Modell. Mitunter zeigten komplexere Modelle einen geringfügig niedrigeren AIC (unter Verwendung von mehr Freiheitsgraden) als einfachere Modelle. In diesen Fällen wurde das einfachere Modell als das bessere angenommen.
- 3) Dieses Modell wurde anschließend für die Selektion der festen Effekte mit dem maximum likelihood (ML) Ansatz erneut berechnet, da auf diese Weise zwei Modelle, die sich nur in ihren fixen Effekten unterschieden, mittels likelihood ratio Test verglichen werden konnten. Die Entscheidung über das bessere Modell wurde wiederum anhand des likelihood-Tests sowie des AIC getroffen.
- 4) Für die Kalkulation der eigentlichen Parameterwerte wurde das minimal adäquate Modell in einem letzten Schritt erneut mit dem REML-Ansatz berechnet.

Die Selektion des minimal adäquaten Modells wurde nicht in jedem Fall streng anhand der Vorgaben des Protokolls von ZUUR et al. (2009) durchgeführt, sondern wurde auch sachlogisch bewertet. Das schrittweise Ein- und Ausschließen einzelner Variablen führt nicht zwangsläufig zu einem optimalen Modell (SACHS & HEDDERICH 2006). Variablen, die nicht signifikant und daher aus dem Selektionsprozess auszuschließen wären, können durchaus einen (hohen) Erklärungswert für die Zielgröße haben. Daher wurde in jedem Modell die

Anzahl der Individuen des vorangegangenen Entwicklungsstadiums im Lebenszyklus als erklärende Variable im Modell beibehalten – auch wenn sie sich als nicht signifikant erwies. Die Qualität der Modellanpassungen sowie die Erfüllung der Voraussetzungen zur Gültigkeit linearer gemischter Modelle (Varianzhomogenität, Normalverteilung der Residuen) wurden visuell geprüft. Zusätzlich wurden die Residuen mit dem SHAPIRO-WILK-Test auf Normalität untersucht ($p > 0,05$).

Jeder Parameter wurde robust geschätzt, indem für jeden einzelnen der 10 (samenbezogene Parameter, **Kapitel 4.2.1**) bzw. 15 (pflanzenbezogene Parameter, **Kapitel 4.2.1**) Datensätze ein minimal adäquates Modell generiert wurde. Im Anschluss wurde visuell und rechnerisch der Datensatz ausgewählt, dessen Ergebnisse sich in der Mitte aller befanden.

Alle statistischen Analysen wurden mit R language and environment (R CORE TEAM 2013) unter Verwendung der für gemischte Modelle verfügbaren Funktionen der R Pakete nlme (PINHEIRO et al. 2014), lme4 (BATES et al. 2014), lmerTest (KUZNETSOVA et al. 2012) sowie lsmeans (Lenth 2014) durchgeführt.

Die parametrisierten Funktionen wurden, wie mit den statistischen Modellen ermittelt, mit Achsenabschnitt und Steigung (einschließlich der Standardfehler) für die Entwicklung und Parametrisierung des Simulationsmodells verwendet. Für die graphische Präsentation der Ergebnisse in diesem Kapitel der Arbeit, wurden die Daten und die ermittelten Schätzwerte zurück transformiert und auf einen Quadratmeter umgerechnet.

4.3 Ergebnisse

Die Schätzung der Parameter wurde kulturartenspezifisch durchgeführt. Mit linearen gemischten Modellen wurden neun Parameter geschätzt (**Abbildung 4-2**). Im Detail handelt es sich um:

abr – die Auflaufrate für die Brachephase zwischen zwei Kulturen (Verhältnis der aufgelaufenen Pflanzen zu Samen im Bodensamenvorrat)

ak – die Auflaufrate in den Kulturen (Verhältnis der aufgelaufenen Pflanzen zu Samen im Bodensamenvorrat)

adult – die Adultenrate, die den Anteil der Juvenilen angibt, der zu Adulten herangewachsen ist

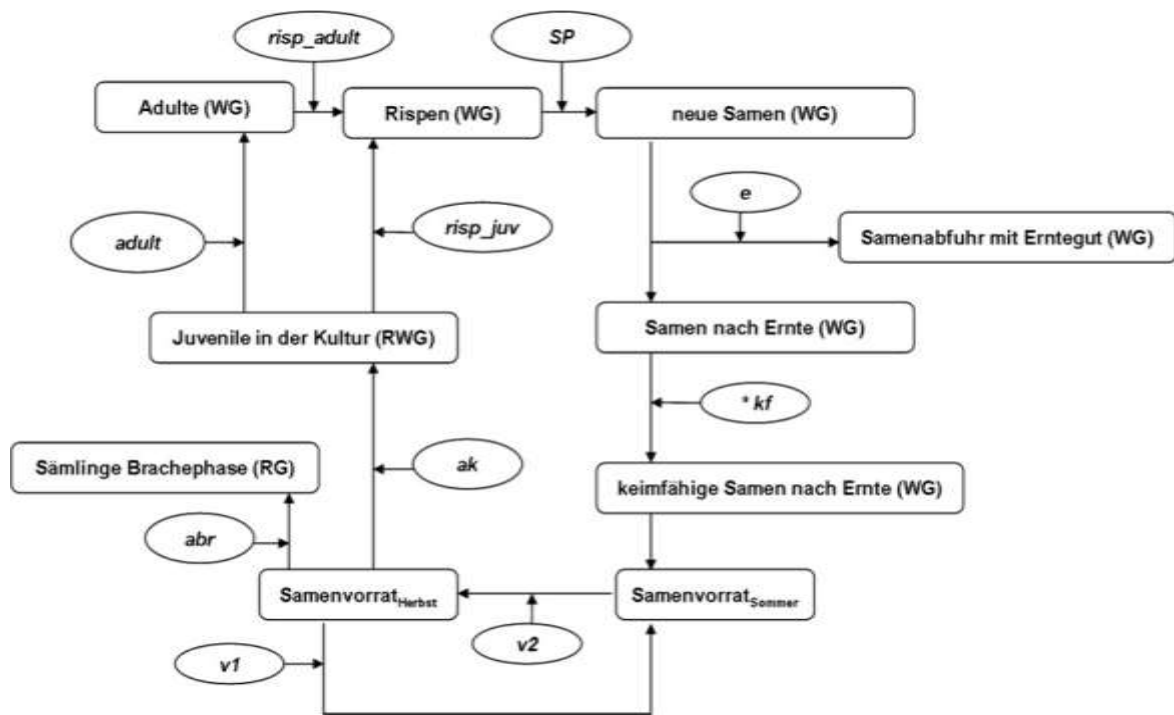


Abbildung 4-2: Der Lebenszyklus von *A. spica-venti* in der Fruchtfolge Rüben (R) – Winterweizen (W) – Wintergerste (G) mit Angabe der Zustandsgrößen (Rechtecke) und der geschätzten Parameter (Ellipsen).

$risp_juv$ – die Bestockungsrate der Juvenilen

$risp_adult$ – die Bestockungsrate der Adulten

SP – die Samenproduktion der Rispen

e – die Exportrate, die beschreibt, wie viele der neu gebildeten Samen mit dem Erntegut von der Fläche und damit aus der Population entfernt wurden

kf – die Keimfähigkeit der neu gebildeten Samen. Sie wurde nicht mit einem statistischen Modell geschätzt und hier nur der Vollständigkeit halber aufgenommen. Sie geht als absoluter Wert in das Simulationsmodell ein.

$v1$ – die Mortalitätsrate der während der Anbausaison im Boden verbliebenen Samen

$v2$ – andere Samenverluste, die als Bilanz aus den Samen bestimmt wurde, die sich rechnerisch für das Ende einer Anbausaison ergeben haben (Samenvorrat_{Sommer}), und den mit der nächsten Bodensamenvorratsbestimmung tatsächlich erfassten Samen (Samenvorrat_{Herbst}). Der Samenvorrat am Ende einer Saison wurde bestimmt aus dem anfänglichen, der reduziert wurde um abr , ak und $v1$ und um die keimfähigen nach der Ernte im Feld verbliebenen Samen (unter Annahme einer mittleren Keimfähigkeit der Probepflanzen wie in **Kapitel 3.3.6** beschrieben) aufgefüllt wurde.

In allen Modellen waren die Individuen des vorangegangenen Entwicklungsstadiums die einzigen festen Effekte. Eine Dichteabhängigkeit der Parameter wurde nur für die Auflafrate

während der Brachephase vor der Aussaat der Rüben ermittelt. Alle anderen Parameter waren nicht dichteabhängig. Die Dauer des Versuches war für keinen der Parameter ein signifikanter Effekt.

Zufällige Effekte wurden nur als Variation des Achsenabschnittes modelliert worden. Die Variation in den Daten aufgrund der Jahre zeigte sich als die bestimmende und war für die Mehrzahl der Parameter als alleiniger zufälliger Effekt signifikant. Die räumliche Variation spielte nur auf der Ebene der Parzellen eine Rolle. Die Parzellen als alleiniger zufälliger Effekt waren nur im Modell zur Schätzung der Abbaurate des Bodensamenvorrates (νI) signifikant. Weitaus öfter war die räumliche Variation der Parzellen in Kombination mit der zeitlichen Variation signifikant (Auflaufraten in den Getreidekulturen, Adultenrate in der Wintergerste sowie andere Samenverluste ($\nu 2$) in den Rüben und dem Winterweizen. Angaben zu den statistischen Modellen sind neben den eigentlichen Parameterwerten in **Tabelle 4-1** zusammengefasst. Im Weiteren wird zunächst die Güte der Modellanpassungen besprochen. Anschließend werden die konkreten Schätzungen der Parameter im Einzelnen präsentiert.

4.3.1 Die Güte der statistischen Modelle

Die Güte einer Modellanpassung steht am Ende eines jeden Selektionsprozesses in der statistischen Modellbildung. Im Allgemeinen ist dieser Part Bestandteil von „Material und Methoden“. In dieser Arbeit wird die Güte der Modellanpassung jedoch als Teil der Ergebnisse präsentiert, um sie in der anschließenden Diskussion bewerten zu können. Die Struktur der Modelle war dahingehend vorgegeben, dass die Ergebnisse für die Parametrisierung eines populationsdynamischen Simulationsmodells dienen sollen, und die Berechnungen im Modell auf einer Ebene ohne umfangreiche Datentransformationen durchgeführt werden können. Alle Daten wurden vor der statistischen Analyse mit dem natürlichen Logarithmus transformiert, was in den meisten Fällen dazu führte, dass die Daten anschließend log-normalverteilt waren.

Die Abbildung der Beziehung aus den geschätzten und den gemessenen Werten wurde als Maß der Modellgüte genommen. Eine sehr gute Modellanpassung spiegelt sich in einer 1:1 Beziehung wider (**Abbildungen 4-3 bis 4-6**). Demnach sind die Schätzungen für die Parameter der späteren Entwicklungsstadien, wie der Adultenraten und den samenbezogenen Parametern besser gelungen, als für die Auflaufraten. Für die zuletzt genannten Parameter war die Modellanpassung aufgrund der zur Verfügung stehenden Daten nicht einfach. Sehr viele Nullwerte im Datensatz (Auflaufrate in den Rüben mit für die Art ungünstigen Keim- und

Auflaufbedingungen) sind in linearen gemischten Modellen schwierig zu handhaben. In einigen Fällen führten die zufälligen Datenkombinationen dazu, dass als erklärender Wert 0 Individuen und auf der Seite des abhängigen Wertes jedoch einer >0 erschien. Das führte mitunter dazu, dass die Schätzung der Auflafraten (**Abbildung 4-3**) weniger gut ist. Schwierigkeiten ergaben sich aber auch für die Schätzung der Mortalität der Samen im Boden (vI), da die Unterschiede im Bodensamenvorrat zwischen den einzelnen Jahren nur sehr gering waren (**Abbildung 4-3**).

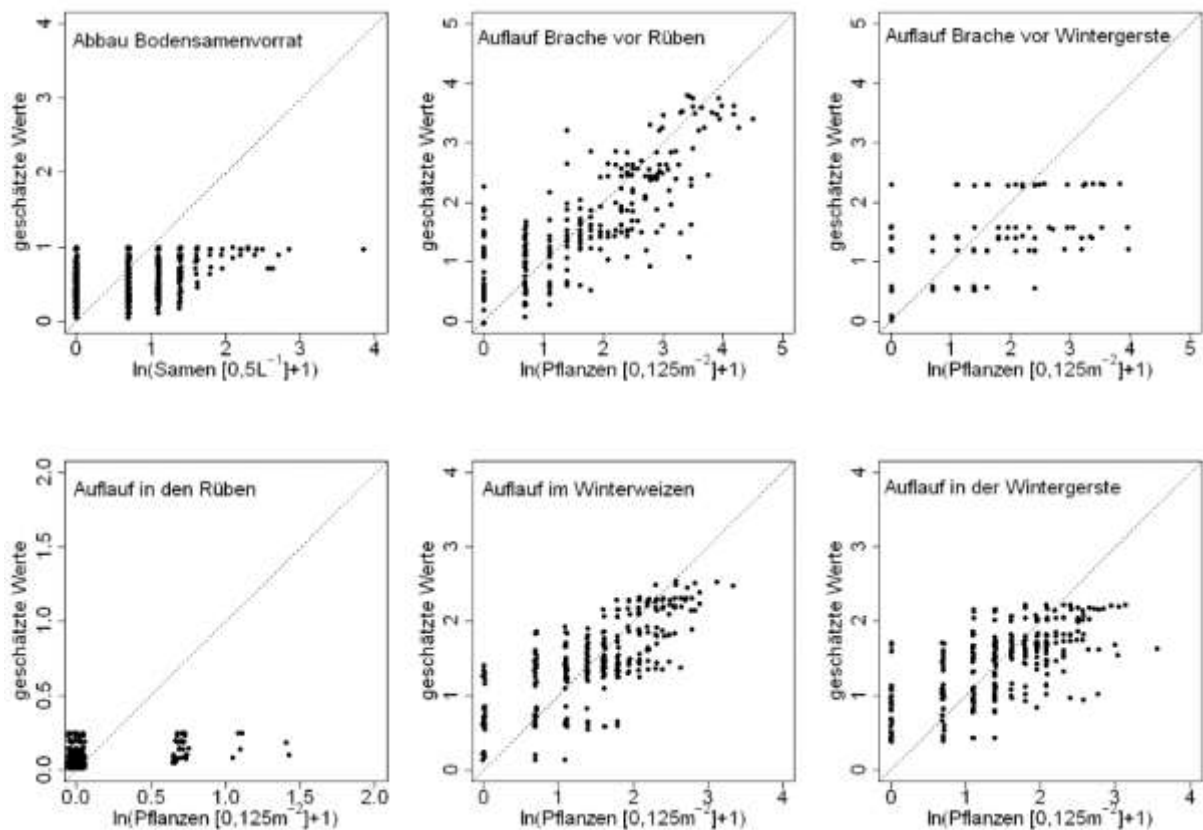


Abbildung 4-3: Die Güte der Schätzung der Abbauraten des Bodensamenvorrates sowie der Auflafraten in den Brachephases zwischen zwei Kulturen sowie der Auflafraten in den Kulturen.

Gute Schätzungen gelangen mit der Adultenrate in den beiden Getreidekulturen und der Rispenbildung der Juvenilen (**Abbildung 4-4**).

Die Rispenbildung wurde im Hinblick auf die Überprüfung des Simulationsmodells mit real beobachteten Dichten auf zwei Wegen geschätzt. Häufig werden in Feldversuchen die Dichten von *A. spica-venti* zu zwei Zeitpunkten während der Anbausaison erhoben: (1) die der Jungpflanzen unmittelbar vor eventuellen Managementmaßnahmen im Herbst oder Frühjahr sowie (2) die der Rispen kurz vor der Ernte der Kultur (MELANDER et al. 2008,

PALLUTT & MOLL 2008, FRITZSCHE et al. 2012). Aus diesem Grund soll die Rispenbildung im Simulationsmodell auf zwei Wegen

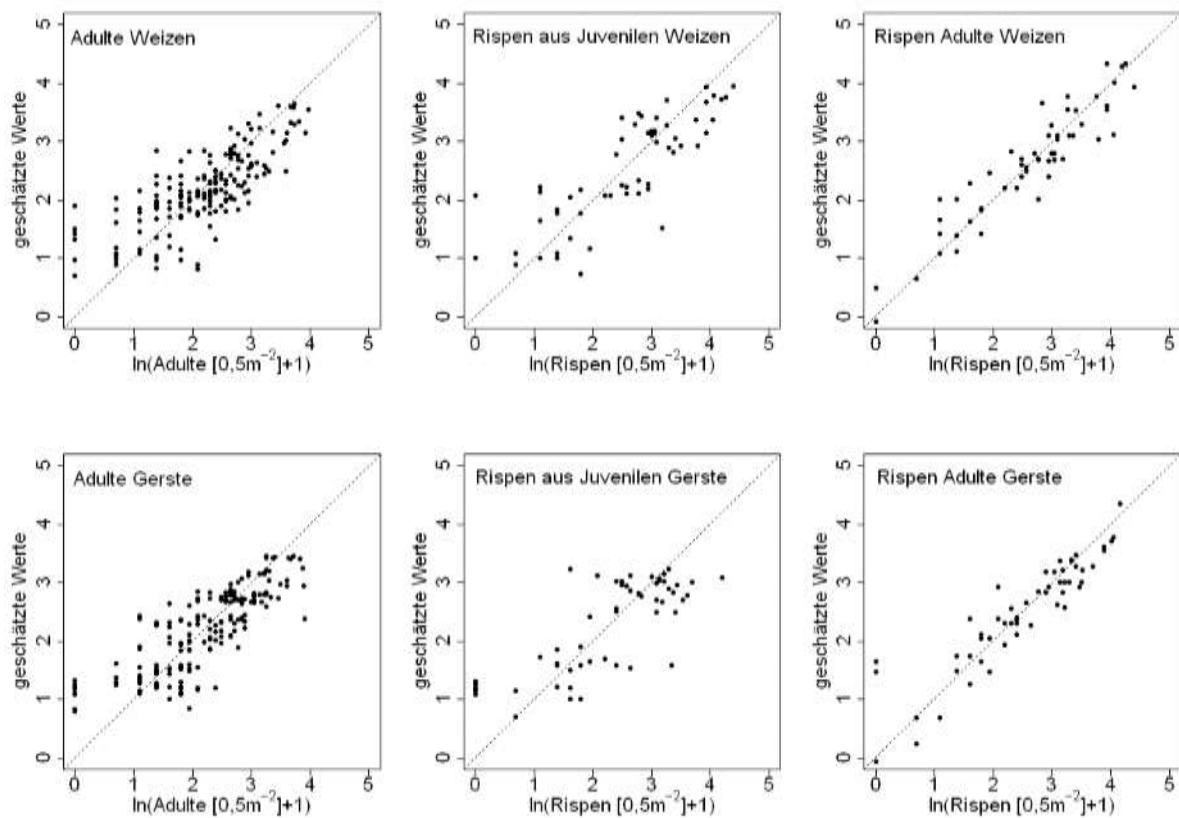


Abbildung 4-4: Die Güte der Schätzung der Adultenraten und der Rispenbildung juveniler und adulter *A. spica-venti* in den beiden Getreidekulturen.

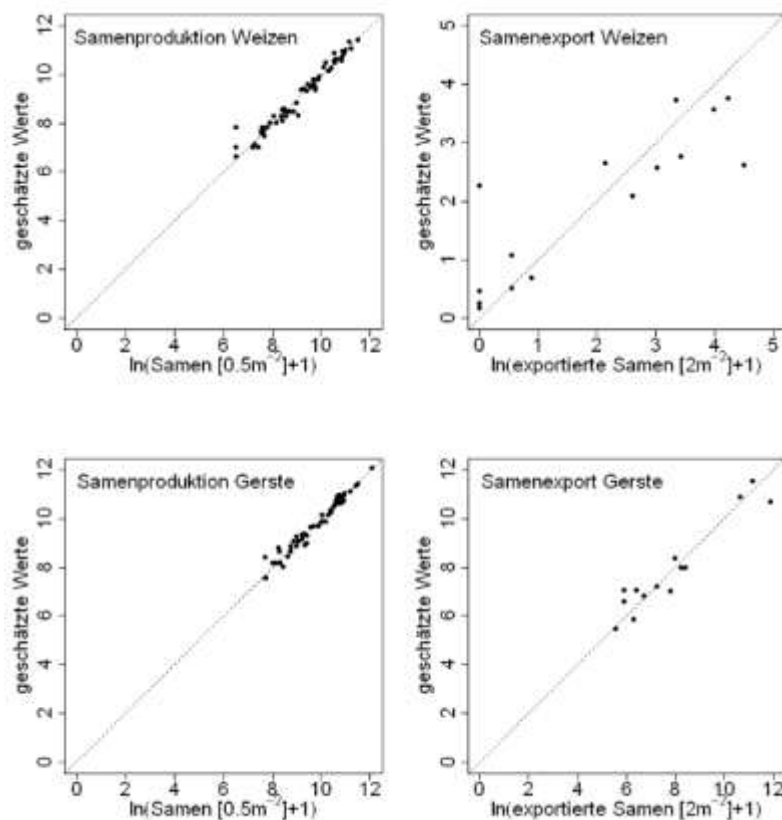


Abbildung 4-5: Die Güte der Schätzung der Samenexportrate aus den beiden Getreidekulturen.

bestimmt werden können: aus den juvenilen Pflanzen im Frühjahr (*risp_juv*) und aus den adulten vor der Ernte im Feld stehenden Pflanzen (*risp_adult*).

Die Bilanzgröße v_2 , die anderen Samenverluste, fasst mehrere Komponenten zusammen. Zum einen beschreibt sie den Verlust neu gebildeter, keimfähiger Samen in den Getreidekulturen, der zwischen der Ernte und der nächsten Bodensamenvorratsbestimmung im Herbst auftritt. Weil der Parameter als Bilanzgröße berechnet wird, nimmt er allerdings auch all die Fehler und Variationen auf, die aufgrund der Versuchsstruktur unweigerlich aufgetreten sind. Mit der Berechnung des Parameters wird die geschätzte Populationsentwicklung an das beobachtete Niveau rechnerisch angepasst. Der Parameter wurde für die drei Kulturen auf unterschiedliche Art berechnet. Für die Rüben stellt er den Schluss von der Samenbank im Sommer, die seit der Beprobung im Herbst um den Auflauf während der Brachephase vor der Aussaat und in der Kultur sowie den allgemeinen Abbau der im Boden verbliebenen Samen (v_1) reduziert worden ist, hin zu der nächsten Beprobung des Bodensamenvorrates vor dem nächsten Anbaujahr mit Winterweizen dar. Für die Getreidekulturen ist die Berücksichtigung der neu gebildeten Samen notwendig gewesen.

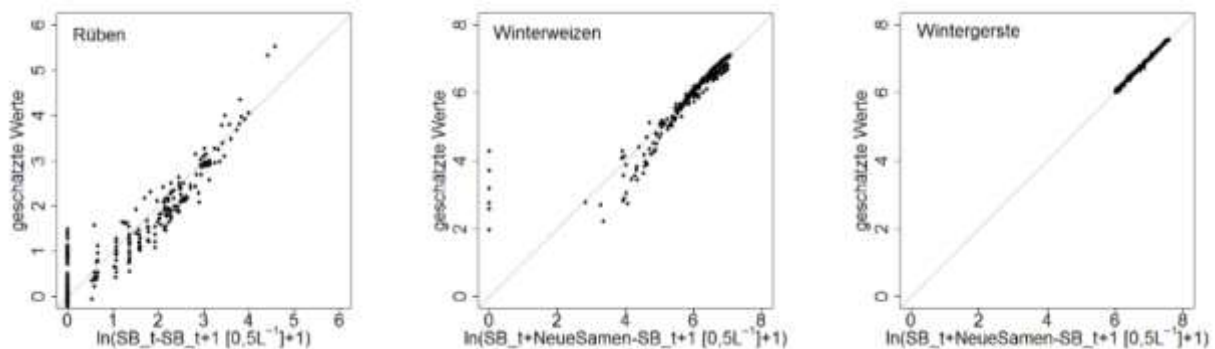


Abbildung 4-6: Die Güte der Schätzung der Samenverluste zwischen der berechneten Samenbank des Sommers und der gemessenen des Herbstes.

4.3.2 Die geschätzten Parameter

Die numerischen Ergebnisse der Parameterschätzung sind mit den Standardfehlern und der durch die zufälligen Effekte aufgenommenen Varianz zusammengefasst in **Tabelle 4-1** aufgeführt. Angegeben sind der Achsenabschnitt und die Steigung, wie sie mit den statistischen Modellen geschätzt wurden. Die Werte wurden nach der Berechnung nicht transformiert und beziehen sich daher auf die log-normal verteilten Daten.

Der Auflauf während der Brachephase (*abr*) vor der Aussaat der Rüben zeigte sich abhängig von der Dichte der im Boden vorhandenen Samen (**Abbildung 4-7**). Die geringsten Raten wurden bei Samengehalten zwischen 3.000 und 5.000 Samen pro m² (0-25 cm Tiefe) ermittelt. Während der zeitlich kürzeren Brachephase vor der Aussaat der Wintergerste, war der Bodensamengehalt deutlich höher bezogen auf die Rüben. Bei geringen Pflanzendichten im Feld hat sich eine geringere Auflaufrate für die Wintergerste ergeben, die aufgrund einer sehr geringen Steigung gegen Null geht.

Auf die Dichte der juvenilen *A. spica-venti* im Frühjahr in den drei Kulturen (*ak*) hatte der Bodensamenvorrat keinen signifikanten Einfluss. Für die Rüben lag die Auflaufrate deutlich unterhalb der für die Getreidekulturen (**Abbildung 4-8**). Bei einer etwa ähnlich hohen Pflanzendichte der juvenilen *A. spica-venti* im Frühjahr in den beiden Getreidekulturen, aber einem deutlich geringeren Bodensamenvorrat vor dem Winterweizen, hat sich für letzteren eine höhere Auflaufrate ergeben.

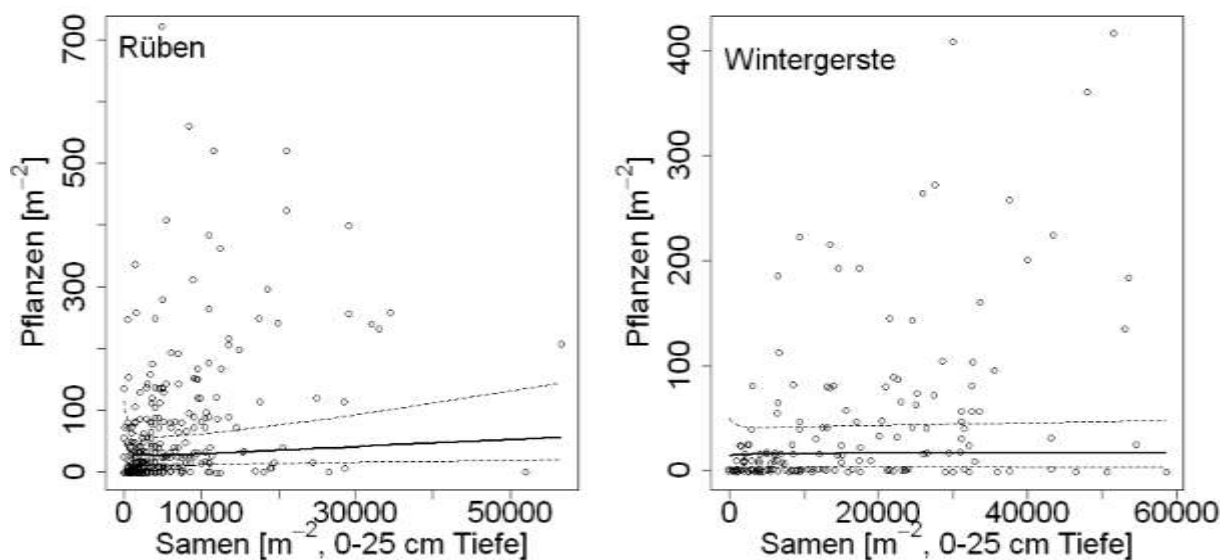


Abbildung 4-7: Schätzung der Auflaufraten in Brachephasen vor den Rüben und vor der Wintergerste. Dargestellt sind die auf 1 m² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie, gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall).

Tabelle 4-1: Die Ergebnisse der mit den statistischen Modellen ermittelten Schätzwerte mit den Standardfehlern in der Form des Modells mit Achsenabschnitt und Steigung. Werte auf der modellierten Ebene.

Parameter		Kultur	Zeitraum	n	Modell	Schätzwerte		b	SE	Varianzen der Zufallseffekte		JA	PA	Residual
						a	SE			b ²	SE			
Auflauf Brachephase	<i>abr</i>	R	1982-96	288	LMM	1.99	0.37	-0.45	0.20	0.10	0.04	0.87	0.08	0.52
		G	1982-96	168	LMM	1.02	0.46	0.03	0.12			0.59		0.83
Auflauf in Kultur	<i>ak</i>	R	1982-96	312	LMM	0.07	0.04	0.00	0.01			0.01		0.05
		W	1982-96	312	LMM	1.36	0.19	0.06	0.06			0.26	0.08	0.28
		G	1982-96	312	LMM	1.29	0.18	0.05	0.04			0.14	0.10	0.36
Adultenrate	<i>adult_ges</i>	W	1982-96	180	LMM	0.77	0.27	0.50	0.09			0.19		0.35
		G	1982-96	180	LMM	1.81	0.30	0.13	0.09			0.34	0.10	0.30
Rispen aus Juvenilen	<i>risp_juv</i>	W	1992-96	60	LMM	1.18	0.57	0.50	0.15			0.84		0.44
		G	1992-96	56	LMM	0.64	0.70	0.54	0.20			0.44		0.51
Rispen der Adulten	<i>risp_adult</i>	W	1992-96	60	LMM	0.50	0.31	1.06	0.09			0.34		0.15
		G	1992-96	60	LMM	0.16	0.33	1.12	0.11			0.32		0.20
Samenproduktion	<i>SP</i>	W	1992-96	57	LMM	6.05	0.34	1.19	0.07			0.41		0.08
		G	1992-96	55	LMM	6.57	0.23	1.21	0.05			0.17		0.05
Samenexport	<i>e</i>	W	1992-96	60	LMM	-2.13	4.43	0.39	0.42			2.79		1.12
		G	1992-96	60	LMM	-1.52	3.11	0.86	0.28			1.96		0.55
Mortalität Bodensamen	<i>v1</i>	RWG	1982-91	900	LMM	0.90	0.06	-0.07	0.01				0.02	0.28
andere Samenverluste	<i>v2</i>	R	1986-96	330	LMM	-0.16	0.11	0.08	0.07	0.26	0.02	0.04	0.04	0.19
		W	1992-96	330	LMM	-10.16	1.40	4.10	0.49	-0.24	0.04	0.02		0.24
		G	1992-96	330	LMM	0.08	0.02	0.99	0.00			0.00		0.00

a – Achsenabschnitt

b – Steigung

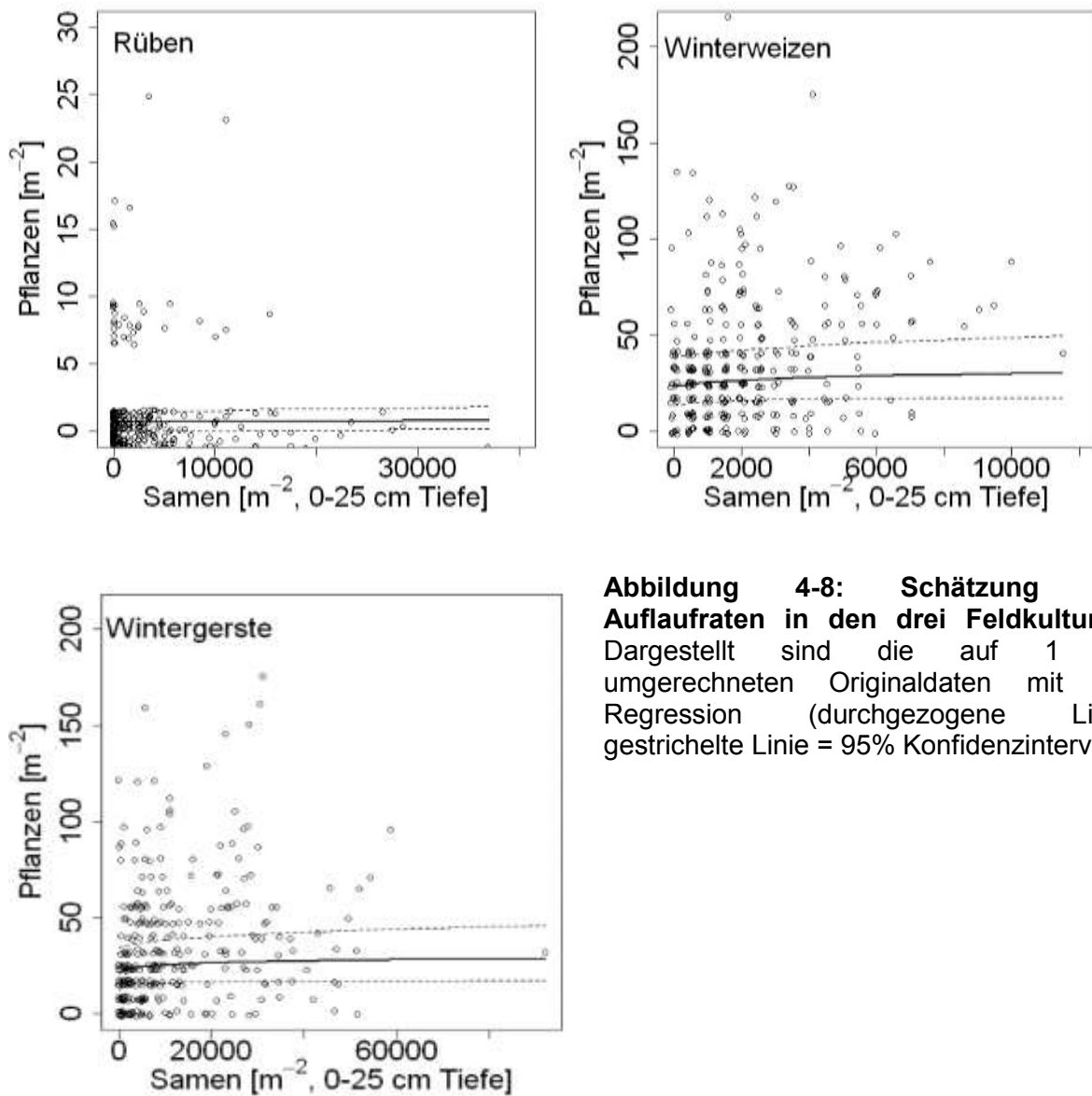


Abbildung 4-8: Schätzung der Auflafraten in den drei Feldkulturen. Dargestellt sind die auf 1 m² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie, gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall).

Die juvenilen Pflanzen im Frühjahr haben sich in den Getreidekulturen zu adulten entwickeln können. Weder im Winterweizen noch in der Wintergerste war dieser Prozess dichteabhängig (**Abbildung 4-9**).

Es ist die Rispenbildung der adulten Pflanzen sowohl in Abhängigkeit der Anzahl der juvenilen Pflanzen (*risp_juv*) als auch der adulten *A. spica-venti* (*risp_adult*) bestimmt worden (**Abbildung 4-10**). Im Winterweizen führte die nicht kontrollierte Entwicklung von *A. spica-venti* von 50 juvenilen Pflanzen/m² zu 23 Rispen/m², was bei den adulten Pflanzen einer Bestockungsrate von 2 Rispen pro Pflanze bedeutet. Demgegenüber haben sich in der Wintergerste aus 50 juvenilen Pflanzen/m² 15 Rispen/m² (= 1,6 Rispen/adulte Pflanze) entwickelt.

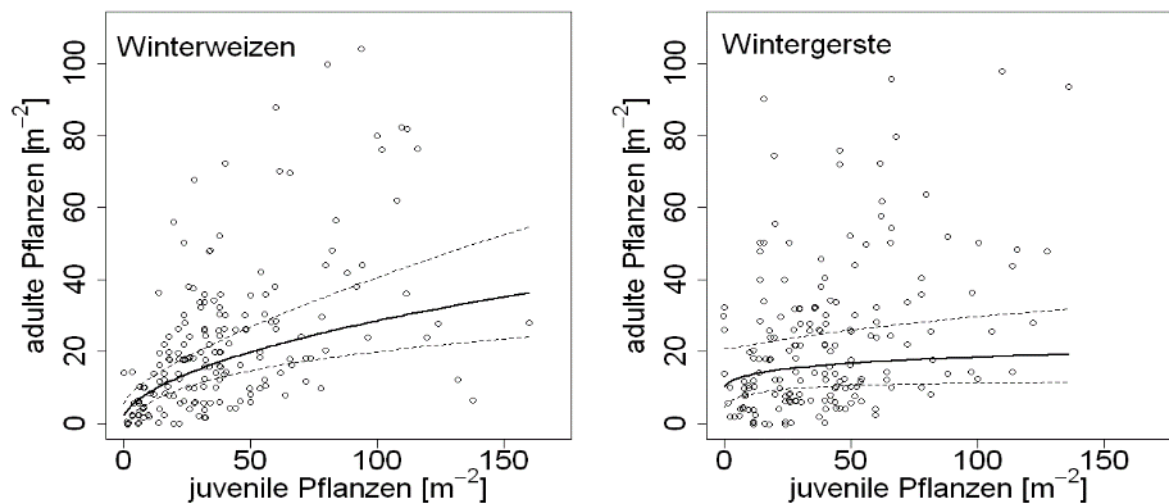


Abbildung 4-9: Schätzung der Adultenrate von *A. spica-venti* in den Getreidekulturen. Dargestellt sind die auf 1 m² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie; gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall).

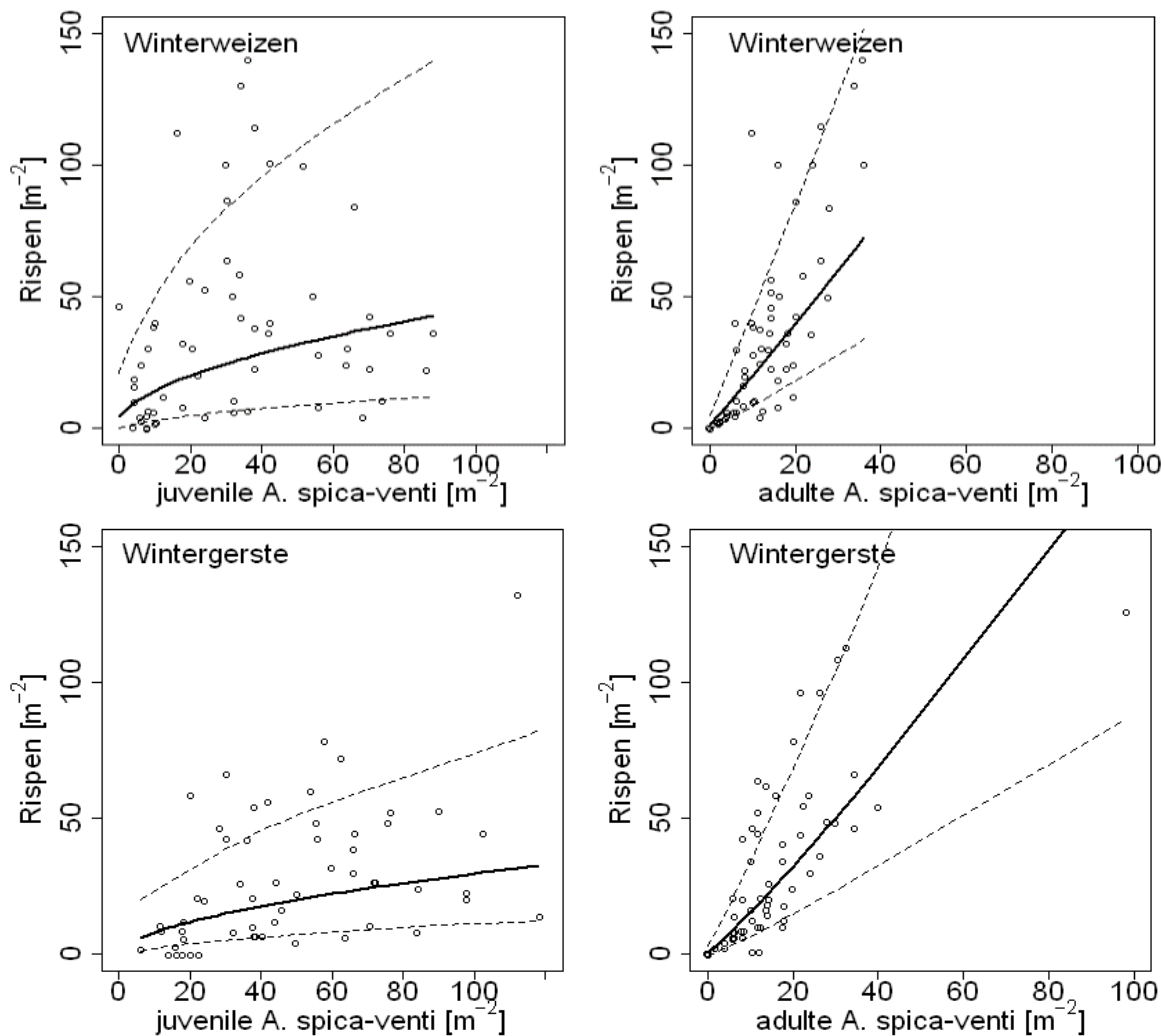


Abbildung 4-10: Schätzung der Rispenbildungsrate aus den juvenilen Pflanzen (links) und den adulten Pflanzen (rechts) in den Getreidekulturen. Dargestellt sind die auf 1 m² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie; gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall).

Die Anzahl an Samen, die von einer Pflanze gebildet werden können, ist abhängig von der Pflanzengröße und den Ressourcen, die die Pflanze in die Samenbildung investieren kann. Die Samenproduktion (**SP**), bestimmt aus der Anzahl der vor der Ernte im Feld stehenden *A. spica-venti* Rispen, unterschied sich zwischen den Getreidekulturen (**Abbildung 4-11**). Die Samenbildungsrate wurde für die Wintergerste höher als für den Winterweizen geschätzt.

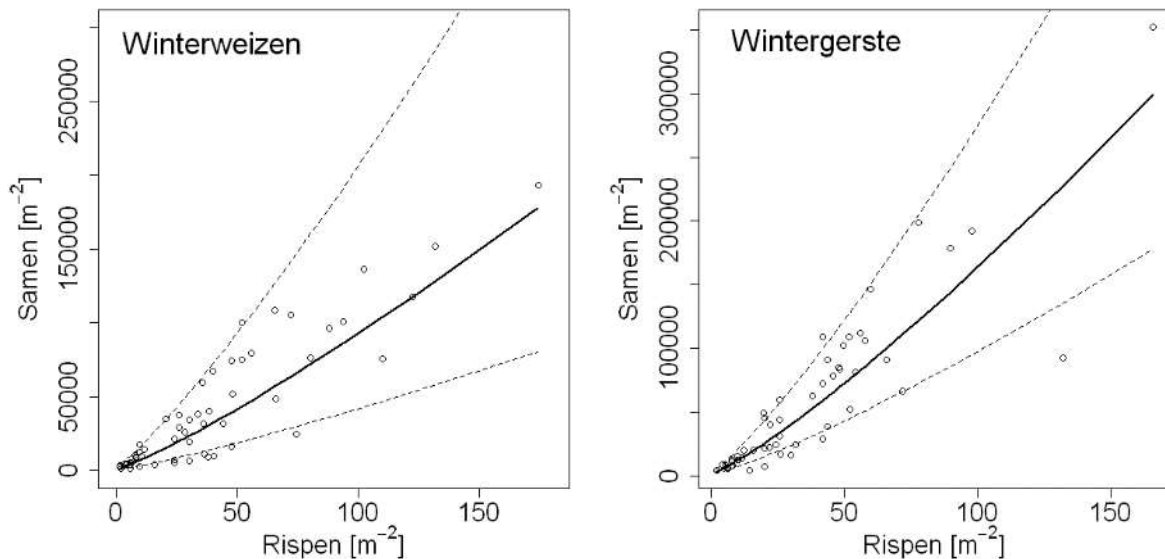


Abbildung 4-11: Die Schätzung der Samenbildung aus der Dichte der Rispen vor der Ernte. Dargestellt sind die auf 1 m² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie; gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall).

Aus der Wintergerste wird allerdings auch ein sehr großer Anteil der neu gebildeten Samen mit dem Erntegut aus der Population entfernt. Eine sehr frühe Ernte im Jahr 1996 beeinflusste dabei die Schätzung der Exportrate (*e*) nur geringfügig. Die Daten wurden daher von der Parameterschätzung nicht ausgeschlossen (**Abbildung 4-12**). Im Erntegut des Winterweizens fand sich nur ein verschwindend geringer Anteil der neu produzierten Samen. Für diesen Parameter standen mit nur 15 Datensätzen je Kultur die wenigsten Daten zur Verfügung. Das kann den Fehler der Schätzung erhöhen. Ein sehr großer Teil der Varianz konnte mit den Jahren als zufällige Effekte aufgenommen werden. Die Achsenabschnitte waren dennoch mit sehr hohen Standardfehlern behaftet (**Tabelle 4-1**). Die Anzahl der neu gebildeten Samen hatte für keine der beiden Getreidekulturen einen signifikanten Effekt auf den Export.

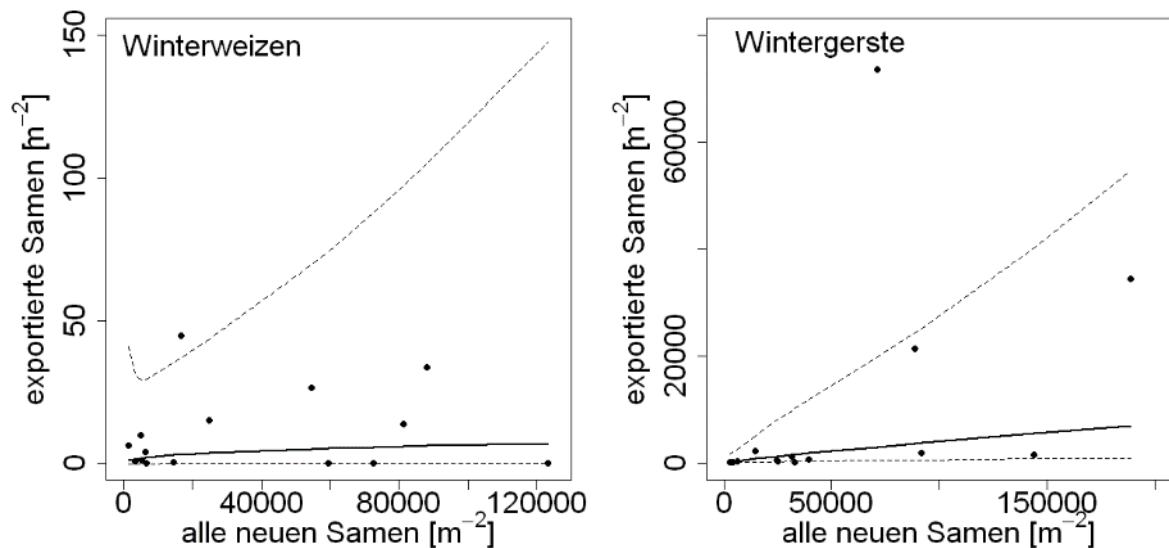


Abbildung 4-12: Schätzung des Anteils der neu gebildeten Samen, der mit dem Erntegut der Getreidekulturen entfernt worden ist. Dargestellt sind die auf 1 m² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie; gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall).

Die nach den Keim- und Auflaufphasen im Boden verbliebenen Samen unterlagen während der Anbausaison verschiedenen Abbauprozessen. Wie stark dieser Abbau des Bodensamenvorrates (νI) war, wurde über die ersten 10 Versuchsjahre geschätzt (**Abbildung 4-13**). Es zeigte sich, dass der Abbau nicht exponentiell beschrieben werden konnte. Die ermittelte jährliche Abbaurate nahm von 10,99 % (1983/1982) auf 21,52 % (1991/1990) mit der Zeit zu. Nach fünf Jahren war der Bodensamenvorrat auf die Hälfte reduziert.

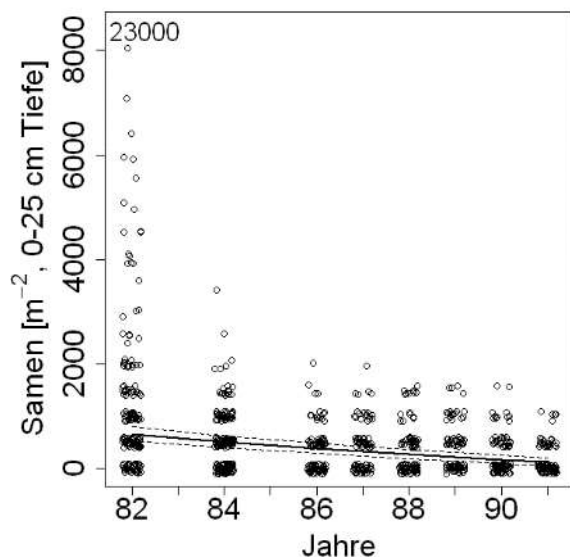


Abbildung 4-13: Schätzung des Bodensamenvorluses für die Jahre 1982-1991. Dargestellt sind die auf 1 m² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie; gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall). 1983 und 1985 keine Daten.

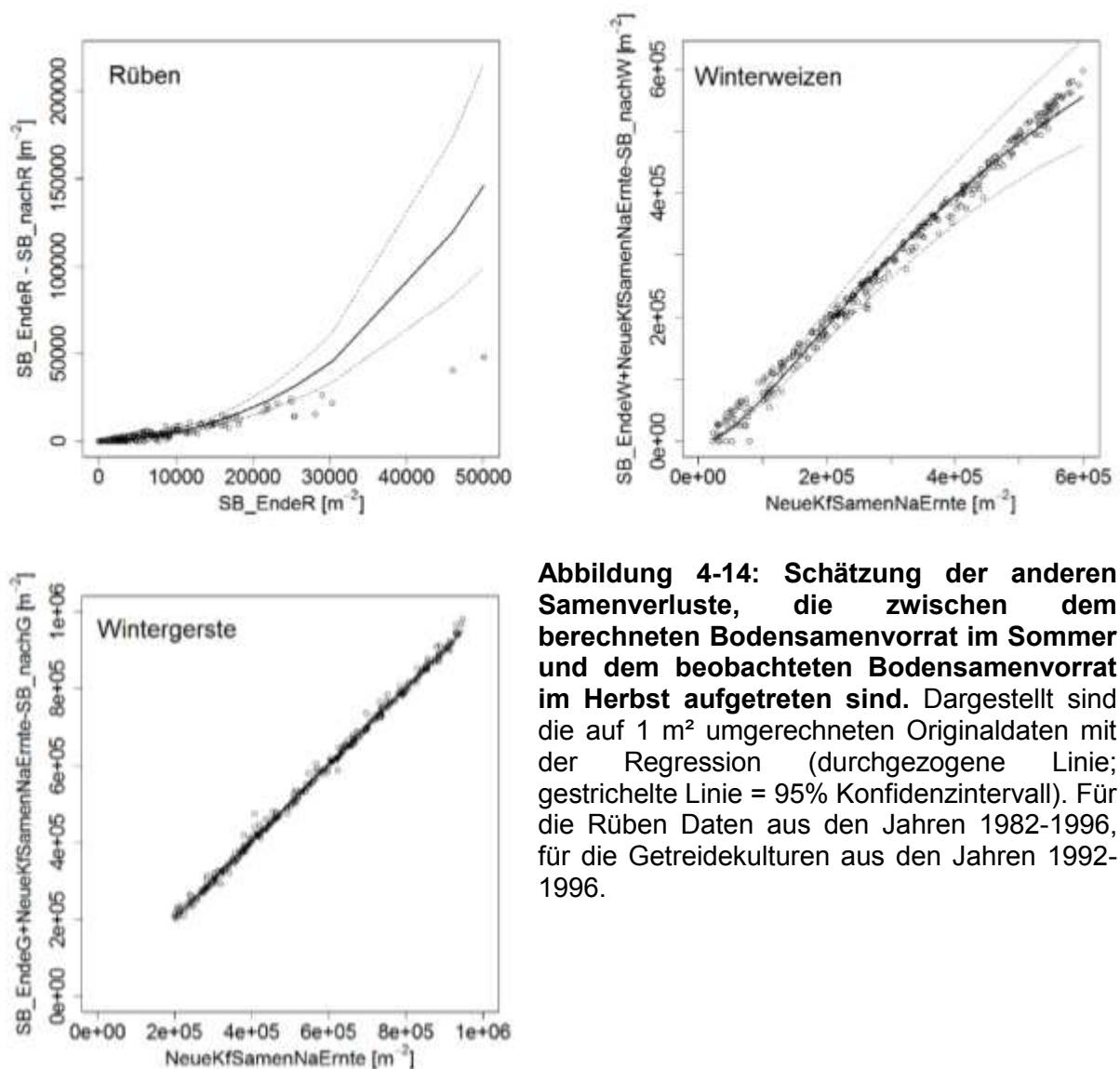


Abbildung 4-14: Schätzung der anderen Samenverluste, die zwischen dem berechneten Bodensamenvorrat im Sommer und dem beobachteten Bodensamenvorrat im Herbst aufgetreten sind. Dargestellt sind die auf 1 m² umgerechneten Originaldaten mit der Regression (durchgezogene Linie; gestrichelte Linie = 95% Konfidenzintervall). Für die Rüben Daten aus den Jahren 1982-1996, für die Getreidekulturen aus den Jahren 1992-1996.

Mit dem zweiten großen Verlustparameter (v_2) im Lebenszyklus von *A. spica-venti* wurde die bis hierher nur rechnerisch bestimmte Größe der Population an die mit den Bodensamenvorratsuntersuchungen tatsächlich bestimmte Größe angepasst (**Abbildung 4-14**).

4.4 Diskussion

Welche Auflaufrate von *A. spica-venti* ist in der Wintergerste zu erwarten? Wie hoch ist das Vermehrungspotenzial von *A. spica-venti* im Winterweizen einzuschätzen? Wie stark kann eine Brachephase zwischen zwei Kulturen, der eine Sommerung wie Rüben nachfolgt, zur Reduktion von *A. spica-venti* beitragen? Das sind nur einige Fragen, die mit der hier

vorgestellten Studie erstmals quantitativ und realitätsnah beantwortet werden können. Ein Novum ist die Schätzung der Parameter für Wachstum, Überleben und Reproduktion mit Daten, die über 15 Jahre alle in einem Feldversuch erhoben wurden. Unter praxisnahen Bedingungen wurde in fünf aufeinanderfolgenden Rotationen die Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste angebaut und die Entwicklung von *A. spica-venti* beobachtet. Das Unterlassen jeglicher Maßnahmen zur Unkrautregulierung in den Getreidekulturen ermöglichte die quantitative Bestimmung von neun populationsdynamischen Parametern zur Beschreibung des Lebenszyklus von *A. spica-venti*.

Lineare gemischte Modelle sind ein adäquates Mittel, wenn es darum geht, die im besonderen Maße interessierende Variation in der demographischen Entwicklung von Unkräutern zu erkennen und quantitativ zu bestimmen (BUCKLEY et al. 2003a). Variation in den Daten entsteht sowohl aufgrund der Versuchsstruktur als auch der -dauer. Die Schätzung der Parameter in Abhängigkeit vorangegangener Entwicklungsstadien hat zudem den Vorteil, dass die auf diese Weise quantifizierten Terme leicht nachvollzogen werden können. Zudem kann auf dieser Basis ein Simulationsmodell der Populationsdynamik von *A. spica-venti* erstellt werden (**Kapitel 5**).

Die **Variation von Jahr zu Jahr** wurde als die häufigste Ursache, für Variation in der Wahrscheinlichkeit aufzulaufen, in den Getreidekulturen adult zu werden sowie Rispen und Samen zu bilden, identifiziert. Das weist auf die sehr großen witterungsbedingten Einflüsse auf die Entwicklung von *A. spica-venti* in allen Stadien des Lebenszyklus, deutet aber auch auf weitere Faktoren, die im Feldversuch und mit der Analyse nicht erfasst worden sind.

Räumliche Variation wurde nur auf der Ebene der Parzellen und dann meist in Zusammenhang mit einer zeitlichen Variation festgestellt. Diese Variation wurde als die häufigste und wichtigste Ursache, in der Wahrscheinlichkeit während der Brachephase vor Rüben und in den Getreidekulturen aufzulaufen oder in der Wintergerste adulte Pflanzen zu bilden, identifiziert. Räumliche Variation hat ebenfalls eine Rolle für die Schätzung der Samenverluste im Boden ($v1$, $v2$) gespielt. In der Bestimmung von Parametern wie der Bestockungsrate juveniler oder adulter Pflanzen, der Samenproduktion und dem Export neuer Samen mit dem Erntegut haben räumliche Effekte hingegen keine Rolle gespielt. Die Variation zwischen den Parzellen, der kleinsten der getesteten räumlichen Ebenen, weist – im Gegensatz zu einer Variation auf höherer räumlicher Ebene wie Querblöcken oder Streifen – auf lokale, nahräumliche Wechselwirkungen. Samen und Pflanzen innerhalb einer Parzelle zeigten sich ähnlicher, als die zwischen verschiedenen Parzellen. Ein Grund kann möglicherweise in den heterogenen Bodenverhältnissen zu sehen sein. Während im mittleren

Teil der Streifen der Schluffgehalt höher war als an den Rändern, war dort der Tongehalt höher als in der Mitte. Das kann kleinräumig Unterschiede in der Bodenfeuchte nach sich ziehen, die die Auflaufgeschwindigkeit und –stärke beeinflussen können. *A. spica-venti* ist auf eine ausreichende Bodenfeuchte für Keimung und Auflauf angewiesen (MÜLLVERSTEDT 1963).

Die Schätzung der populationsdynamischen Parameter kulturartenspezifisch durchzuführen, berücksichtigt die individuellen Entwicklungsmöglichkeiten, die der Anbau der einzelnen Kulturen *A. spica-venti* geboten haben. Es sollte damit der Tatsache Rechnung getragen werden, dass **Fruchtbarkeit** im Lebenszyklus nicht fixiert ist, sondern in Abhängigkeit einer Vielzahl von Faktoren variieren kann (NORRIS 2007).

Die Dynamik einer Unkrautpopulation ist durch die zeitliche Variabilität der Zu- und Abgänge gekennzeichnet. Abgänge aus der Population finden vor allem aus dem Bodensamenvorrat statt, da er den größeren Teil der gesamten Population ausmacht. Samen können erfolgreich keimen und auflaufen, sie können aber auch fatal keimen, gefressen werden oder ihre Lebensfähigkeit verlieren (LONG et al. 2014).

Das **Management der Bodensamenbank** hat vor allem in herbizidintensiven Managementsystemen und im Hinblick auf zunehmende Ausbreitung von Herbizidresistenzen an Bedeutung für ein nachhaltiges Unkrautmanagement gewonnen (LLEWELLYN et al. 2004). Modelle, die die Entwicklung von Herbizidresistenz simulieren, zeigen, dass die Samenverluste nach der Abreife und der jährliche Verlust aus der Samenbank zwei wichtige Parameter sind, für die die Modelle sehr sensitiv sind (NEVE et al. 2011, BAGAVATHIANNAN et al. 2013). Umso mehr Bedeutung kommt daher der Kenntnis zu, wie stark populationsinterne Regulierungen zu einer Reduzierung der Bodensamenbank und so mitunter zu einer nachhaltigen Reduktion der gesamten Unkrautpopulation beitragen können. Eine Reduzierung der Population kann durch die Keimung und Auflauf von Samen eintreten. Um bis zu 5 % kann der Bodensamenvorrat auf diese Weise reduziert werden (RADOSEVICH et al. 2007).

In der vorliegenden Arbeit wurden die Auflaufraten für zwei Kohorten bestimmt, da Samen sowohl während der Brachephasen zwischen zwei Kulturen als auch in den Kulturen auflaufen konnten. Aufgelaufene Samen der ersten Kohorte können als ein permanenter Verlust aus der Population gesehen werden, da sie zu keinem erneuten Sameneintrag in den Boden geführt haben (FORCELLA 2003). Insbesondere die lange Brachephase zwischen der Ernte der Wintergerste und der Aussaat der Rüben im nächsten Frühjahr bietet Ansatzpunkte für das Management, die Bodensamenbank zu reduzieren.

Die **Auflaufraten in den Getreidekulturen** sind im Einklang mit Ergebnissen aus dänischen Untersuchungen zu sehen (MELANDER et al. 2008). MELANDER (1995) hat für *A. spica-venti* in Winterweizen und Winterroggen einen linearen bis asymptotischen Zusammenhang zwischen der Dichte der Jungpflanzen und dem Bodensamenvorrat ermittelt. Die Art des Zusammenhangs wurde von den Versuchsjahren und den künstlich etablierten Samendichten beeinflusst. Für die Weendelsbreite wurde für die log-transformierten Daten ein linearer Zusammenhang ermittelt, in dem der Bodensamenvorrat kein signifikant erklärender Term war. Der sehr geringe Aufrat in den Rüben, ist in den für *A. spica-venti* sehr ungünstigen Keimbedingungen im Frühjahr begründet. Dass für die Getreidekulturen kein signifikanter Zusammenhang zum Bodensamenvorrat nachgewiesen werden konnte, ist vermutlich der starken Abhängigkeit des Aufratverhaltens von weiteren Faktoren, wie z.B. der vertikalen Lage der Samen im Boden, dem Zustand der Krume oder der Bodenfeuchte geschuldet (CUSSANS et al. 1996, ANDERSSON & ÅKERBLOM ESPEBY 2009).

Zwischen dem Aufrat und der Neubildung von Samen liegen als intermediäre Parameter die **Adultenrate** (der Anteil der Jungpflanzen, der adult wird) und die Bestockungsrate der juvenilen Pflanzen. Ausgehend von 32 juvenilen *A. spica-venti* pro m² (Median) in den beiden Getreidekulturen aus (**Kapitel 3.3.3**), überleben im Weizen etwa 34 %, in der Gerste dagegen nur 27 % der Pflanzen. HEITEFUSS et al. (1994) schätzen diesen Anteil unabhängig von der Dichte der Jungpflanzen auf jeweils mehr als 60 %. Hier machen sich zum einen vielleicht die unterschiedlichen Methoden bemerkbar, aber vor allem die in der Schätzung berücksichtigten Jahre. Gerade in den letzten beiden der insgesamt fünf Rotationen des Feldversuches wurden – bei etwa gleich bleibender Dichte der juvenilen Pflanzen – vergleichsweise wenig *A. spica-venti* adult.

In der hier vorgestellten Parameterschätzung wurde davon ausgegangen, dass alle bis zur Ernte überlebenden Pflanzen die Möglichkeit der Samenbildung haben. Je nach Spezies kann der Anteil Pflanzen, die keine Samen ausbilden, die Mortalitätsrate (der Anteil der Jungpflanzen, der nicht adult wird) noch übertreffen (GEROWITT & BODENDÖRFER 2001). Für *A. spica-venti* scheint dieser Anteil jedoch eher gering zu sein (HEITEFUSS et al. 1994). Aufgrund der Fähigkeit zur Bestockung und des aufrecht strebenden Wachstums von *A. spica-venti* kann es mitunter zwar passieren, dass einzelne Halme vielleicht keine Rispen ausbilden, es erscheint allerdings eher unwahrscheinlich, dass eine adulte Pflanze keine Rispen ausbildet.

Eine der grundlegenden Größen in einem realitätsnahen populationsdynamischen Modell ist die **Abbaurrate der im Boden befindlichen Samen (v_I)**. Ohne Unterscheidung der Kulturen

hat sich mit 11 % für das erste Jahr ein unerwartet geringer Wert in der Schätzung ergeben. In der Literatur werden für *A. spica-venti* Abbauraten von 39 bis 90 % angegeben (HEITEFUSS et al. 1994, KLEMM 1990, MELANDER 1993, MELANDER et al. 2008). Ähnliche Größenordnungen werden für andere monokotyle Arten, wie beispielsweise *Alopecurus myosuroides* (61 – 87 %, MOSS 1990), *Lolium rigidum* (84 %, GONZALEZ-ANDUJAR & FERNANDEZ-QUINTANILLA 2004) oder *Avena fatua* (90 %, ZWERGER & HURLE 1988) angegeben. Eine Erklärung dafür kann das Alter der Samen in den Untersuchungen sein. In vielen Untersuchungen werden frische, neue Samen verwendet, die für einen definierten Zeitraum in ausgewählten Tiefen im Boden vergraben werden. In der hier vorgestellten Arbeit ist der Abbau der bereits am Standort bzw. im Boden vorhandenen Samen bestimmt worden. Zudem war die Ausgangspopulation, deren Entwicklung – bei Unterbindung jeglichen Sameneintrages – über 10 Jahre geschätzt wurde, eher klein (**Kapitel 3**). Die in den Bodensamenvorratsbestimmungen erfassten Samen sind daher immer älter geworden. Im Mittel wird die Lebensdauer für *A. spica-venti* Samen mit ein bis vier Jahren angegeben (PIEPER 1912, SALZMANN 1954, KOCH 1969). Wie lange die Lebensfähigkeit von Samen erhalten bleibt, ist nicht nur artspezifisch sondern auch von Ökotyp zu Ökotyp verschieden und hängt ebenso von der Bodenart von weiteren bodenphysikalischen und -chemischen Faktoren aber auch den mikrobiellen Bedingungen ab (BAGAVATHIANNAN & NORSWORTHY 2013, LONG et al. 2014). Ab einem gewissen Zeitpunkt konnten einfach keine Samen mehr mit der Keimmethode nachgewiesen werden, da sie ihre Lebens- und Keimfähigkeit eingebüßt hatten. Mit diesem Aspekt hängt der dritte anzuführende Grund zusammen – dem Skalierungsfaktor: Der Bodensamenvorrat wurde an den aus 0,5 L Bodenproben aufgelaufenen Pflanzen bestimmt, die mit dem Faktor 500 auf 1 m² (und 0-25 cm Tiefe) umgerechnet wurden. Hinter einem mittleren Ausgangsbodensamenvorrat in Höhe von 1300 Samen/m² haben sich demnach gerade einmal 2 bis 3 Samen bzw. Pflanzen verborgen.

Selten stehen für die Parameterschätzung und Parametrisierung eines populationsdynamischen Modells die jährlichen Daten des Bodensamenvorrates, vom Beginn des ersten Anbaujahres bis zum Ende des letzten Anbaujahres, zur Verfügung. Das ermöglicht die rechnerische Anpassung des kalkulierten Bodensamenvorrates an den beobachteten Samenvorrat. Dem Parameter der **anderen Samenverluste** (v_2) kommen mehrere Funktionen zu. Zum einen gehen in diesen Parameter all die Fehler, die mit dem Versuch zusammenhängen, ein. Zum anderen beinhaltet er die Samenverluste, die im Zeitraum zwischen der Ernte und der Beprobung des Samenvorrates aufgrund von Prädation und Verlust der Lebensfähigkeit eingetreten sind (BAGAVATHIANNAN & NORSWORTHY 2013).

Diese Verluste können mitunter beträchtlich sein. Bereits zum Zeitpunkt der Ernte kann ein großer Teil frisch gebildeter Samen aus den Mutterpflanzen ausgefallen sein. Verschiedene Quellen beziffern diesen Verlust für *A. spica-venti* in Winterweizen auf 60 bis 100 % der Samen (PETZOLDT 1957, KOCH & HURLE 1978). Von den ausgefallenen Samen können wiederum mehr als 60 % durch Prädation verloren gehen (WESTERMAN et al. 2003, FISCHER et al. 2011). Verbleiben frische Samen direkt auf der Bodenoberfläche, verlieren sie schneller ihre Lebensfähigkeit als Samen, die mit Boden bedeckt sind (MELANDER et al. 2008, JENSEN 2009).

Mit der hier vorgestellten Schätzung populationsdynamischer Parameter konnte gezeigt werden, dass die in einem langjährigen Feldversuch ermittelten Daten sehr gut geeignet sind, um die Variation in der Dynamik von *A. spica-venti* zu ermitteln. Die Ergebnisse können nun für die Entwicklung eines stochastischen Simulationsmodells genutzt werden.

4.5 Literatur

- Andersson, L. & Åkerblom Espeby, L. (2009). Variation in seed dormancy and light sensitivity in *Alopecurus myosuroides* and *Apera spica-venti*. *Weed Research*, 49, 261–270.
- Bagavathiannan, M. V. & Norsworthy, J. K. (2013). Postdispersal loss of important arable weed seeds in the midsouthern United States. *Weed Science*, 61, 570–579.
- Bagavathiannan, M. V., Norsworthy, J. K., Smith, K. L. & Neve, P. (2013). Modeling the evolution of glyphosate resistance in barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) in cotton-based production systems of the midsouthern United States. *Weed Technology*, 27, 475–487.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, Steven Christensen, R. H. B., Singmann, H. & Dai, B. (2014). lme4. Linear mixed-effects models using Eigen and S4.
- Buckley, Y. M., Briese, D. T. & Rees, M. (2003a). Demography and management of the invasive plant species *Hypericum perforatum*. I. Using multi-level mixed-effects models for characterizing growth, survival and fecundity in a long-term data set. *Journal of Applied Ecology*, 40, 481–493.
- Buckley, Y. M., Briese, D. T. & Rees, M. (2003b). Demography and management of the invasive plant species *Hypericum perforatum*. II. Construction and use of an individual-based model to predict population dynamics and the effects of management strategies. *Journal of Applied Ecology*, 40, 494–507.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002). Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach (2nd ed.). New York: Springer.

- Colbach, N., Dürr, C., Roger-Estrade, J., Chauvel, B. & Caneill, J. (2006). ALOMYSYS: Modelling black-grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) germination and emergence, in interaction with seed characteristics, tillage and soil climate. I. Construction. *European Journal of Agronomy*, 24, 95–112.
- Cousens, R. (1995). Can we determine the intrinsic dynamics of real plant populations. *Functional Ecology*, 9, 15–20.
- Cousens, R. & Mortimer, M. (1995). Dynamics of weed populations (p. 332). New York: Cambridge University Press.
- Cussans, G. W., Raudonius, S., Brain, P. & Cumberworth, S. (1996). Effects of depth of seed burial and soil aggregate size on seedling emergence of *Alopecurus myosuroides*, *Galium aparine*, *Stellaria media* and wheat. *Weed Research*, 36, 133–142.
- Doyle, C. J. (1991). Mathematical models in weed management. *Crop Protection*, 10, 432–444.
- Fernandez-Quintanilla, C. (1988). Studying the population dynamics of weeds. *Weed Research*, 28, 443–447.
- Firbank, L. G., Mortimer, A. M. & Putwain, P. D. (1985). *Bromus sterilis* in winter wheat: a test of a predictive population model. *Aspects of Applied Biology*, 9, 59–66.
- Fischer, C., Thies, C. & Tschardtke, T. (2011). Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 297–303.
- Forcella, F. (2003). Debiting the seedbank: priorities and predictions. *Aspects of Applied Biology*, 69, 151–162.
- Freckleton, R. P. & Watkinson, A. R. (1998). Predicting the determinants of weed abundance: a model for the population dynamics of *Chenopodium album* in sugar beet. *Journal of Applied Ecology*, 35, 904–920.
- Fritzsche, R., Seemann, E., Werner, B., de Mol, F. & Gerowitt, B. (2012). Informationsgewinn aus Herbizidversuchen - Auswertung von Feldversuchen der Bezirksstelle Hannover aus den Jahren 2003 – 2009. *Julius-Kühn-Archiv*, 434, 409–416.
- Gardarin, A., Guillemin, J., Munier-Jolain, N. M. & Colbach, N. (2010). Estimation of key parameters for weed population dynamics models: Base temperature and base water potential for germination. *European Journal of Agronomy*, 32, 162–168.
- Gerowitt, B. & Bodendörfer, H. (2001). Long-term population development of *Viola arvensis* Murray in a crop rotation. II. Modelling population development. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection*, 108, 269–283.

- Gonzalez-Andujar, J. L. & Fernandez-Quintanilla, C. (2004). Modelling the population dynamics of annual ryegrass (*Lolium rigidum*) under various weed management systems. *Crop Protection*, 23, 723–729.
- Heitefuss, R., Bodendörfer, H., Gerowitt, B. & Kaiser, F. (1990). Langfristige Entwicklung und Simulation einer Unkrautpopulation in der Fruchtfolge Rüben-Winterweizen-Wintergerste bei unterschiedlicher Häufigkeit der Bekämpfung. *Proc. EWRS Symposium. Integrated Weed Management in Cereals* (pp. 153–161). Helsinki.
- Heitefuss, R., Bodendörfer, H., & Gerowitt, B. (1994). Langfristige Entwicklung und Simulation der Verunkrautung in der Fruchtfolge Rüben-Winterweizen-Wintergerste bei unterschiedlicher Häufigkeit der Bekämpfung und unter Berücksichtigung von Schadensschwellen. In Heitefuss, R. (Hrsg). *Integrierte Pflanzenproduktion II. Abschlussbericht zum Schwerpunktprogramm "Entwicklung eines integrierten Systems der Pflanzenproduktion unter Beachtung ökonomischer und ökologischer Aspekte des Pflanzenschutzes im Weizen". DFG-Forschungsbericht.* (pp. 214–229).
- Holst, N., Rasmussen, I. A. & Bastiaans, L. (2007). Field weed population dynamics: a review of model approaches and applications. *Weed Research*, 47, 1–14.
- Jensen, P. K. (2009). Longevity of seeds of four annual grass and two dicotyledon weed species as related to placement in the soil and straw disposal technique. *Weed Research*, 49, 592–601.
- Klemm, M. (1990). Ein Beitrag zur Dynamik des keimfähigen Windhalmkaryopsengehaltes im Boden. *Tag.-Ber., Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR*, 286, 77–84.
- Koch, W. (1969). Einfluß von Umweltfaktoren auf die Samenphase annueller Unkräuter insbesondere unter dem Gesichtspunkt der Unkrautbekämpfung. Diss. Universität Hohenheim.
- Koch, W. & Hurle, K. (1978). Grundlagen der Unkrautbekämpfung. Ulmer, Stuttgart.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B. & Bojesen, R. H. (2012). lmerTest. Tests for random and fixed effects for linear mixed effect models (lmer objects of lme4 package).
- Lenth, R. V. (2014). lsmeans. Least-Squares Means.
- Llewellyn, R. S., Lindner, R. K., Pannell, D. J. & Powles, S. B. (2004). Grain grower perceptions and use of integrated weed management. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 44, 993–1001.
- Long, R. L., Gorecki, M. J., Renton, M., Scott, J. K., Colville, L., Goggin, D. E., ... Finch-Savage, W. E. (2014, in press). The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews*.
- Marshall, E. J. P. (1988). Field-scale estimates of grass weed populations in arable land. *Weed Research*, 28, 191–198.
- Melander, B. (1993). Population dynamics of *Apera spica-venti* as influenced by cultural methods. *Proc. Brighton Crop Protection Conference. Weeds* (pp. 107–112).

- Melander, B. (1995). Impact of drilling date on *Apera spica-venti* L. and *Alopecurus myosuroides* Huds. in winter cereals. *Weed Research*, 35, 157–166.
- Melander, B., Holst, N., Jensen, P. K., Hansen, E. M. & Olesen, J. E. (2008). *Apera spica-venti* population dynamics and impact on crop yield as affected by tillage, crop rotation, location and herbicide programmes. *Weed Research*, 48, 48–57.
- Mokhtassi-Bidgoli, A., Navarrete, L., AghaAlikhani, M. & Gonzalez-Andujar, J. L. (2013). Modelling the population dynamic and management of *Bromus diandrus* in a non-tillage system. *Crop Protection*, 43, 128–133.
- Moss, S. R. (1990). The seed cycle of *Alopecurus myosuroides* in winter cereals: a quantitative analysis. *Proc EWRS Symposium. Integrated Weed Management in Cereals* (pp. 27–35).
- Müllverstedt, R. (1963). Untersuchungen über die Keimung von Unkrautsamen in Abhängigkeit vom Sauerstoffpartialdruck. *Weed Research*, 3, 154–163.
- Naylor, R. E. L. (2002). *Weed management handbook* (9th ed., p. 423). Oxford: Blackwell Science.
- Neve, P., Norsworthy, J. K., Smith, K. L. & Zelaya, I. A. (2011). Modeling Glyphosate Resistance Management Strategies for Palmer Amaranth (*Amaranthus palmeri*) in Cotton. *Weed Technology*, 25, 335–343.
- Norris, R. F. (2007). Weed fecundity: Current status and future needs. *Crop Protection*, 26, 182–188.
- Pallutt, B. & Moll, E. (2008). Langzeitwirkungen reduzierter Herbizidaufwendungen auf Verunkrautung und Kornertrag von Wintergetreide in einem 12jährigen Dauerversuch. *Journal of Plant Diseases and Protection, Special is*, 501–508.
- Petzoldt, K. (1957). Wirkung des Mähdruschverfahrens auf die Verunkrautung. Diss. Universität Hohenheim.
- Pieper, H. (1912). Der Windhalm. *Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftlichen Gesellschaft*, 236, 21.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S. & Sarkar, D. (2014). nlme. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- Radosevich, S. R., Holt, J. S. & Ghera, C. M. (2007). Ecology of weeds and invasive plants (third., p. 454). Hoboken, , New Jersey: John Wiley & Sons.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Sachs, L. & Hedderich, J. (2006). Angewandte Statistik. Methodensammlung mit R (9. ed., p. 702). Berlin, Heidelberg: Springer Verlag.
- Salzmann, R. (1954). Untersuchungen über die Lebensdauer von Unkrautsamen im Boden. *Mitteilungen für die Schweizerische Landwirtschaft*, 170–176.

- Van Acker, R. C. (2009). Weed biology serves practical weed management. *Weed Research*, 49, 1–5.
- Westerman, P. R., Wes, J. S., Kropff, M. J. & Van der Werf, W. (2003). Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology*, 40, 824–836.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R (p. 574). New York: Springer Science + Business Media.
- Zwerger, P. & Hurle, K. (1988). Simulationsstudien zum Einfluß von Fruchtfolge und Bekämpfungsmaßnahmen auf die Verunkrautung. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Sonderheft*, 71–82.
- Zwerger, P. & Hurle, K. (1990). Untersuchungen zur Abbildungsgüte simulierter Befallsverläufe bei Unkräutern. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection*, 97, 133–141.

5 Modellierung der Populationsdynamik von *Apera spica-venti* und deren Validierung

Zusammenfassung

In dieser Untersuchung wird ein Modell vorgestellt, das stochastisch die Populationsdynamik von *Apera spica-venti* in der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste beschreibt. Das Simulationsmodell wurde mit den in einem langjährigen Feldversuch gewonnenen Daten parametrisiert.

Die Simulationsergebnisse zeigten, dass über 15 Jahre hinweg betrachtet, zunächst eine Reduzierung der Bodensamenbank eintrat, die jedoch mit der vierten und fünften Rotation in eine Zunahme umschlug und am Ende das Ausgangsniveau erreichte. Die Modellergebnisse wurden mit den real in einem weiteren Feldversuch beobachteten Dichten von *A. spica-venti* verglichen. Die Simulationen der zwei vom Basismodell stark abweichenden Fruchtfolgen zeigten, dass tendenziell die Entwicklungen nachvollzogen werden konnten. Deutliche Abweichungen gab es jedoch für die Dichten der Jungpflanzen im Frühjahr. Das Modell unterschätzte diese Dichten in allen Kulturen. Gute Übereinstimmungen wurden hingegen mit den Dichten der Rispen vor der Ernte erzielt.

Stichworte: populationsdynamisches Modell, Windhalm

5.1 Einleitung

Dass der Modellierung in der Unkrautbiologie eine große Bedeutung zukommt, zeigte ein Review von HOLST et al. (2007). Es wurden Unkrautpopulationsmodelle aus nicht weniger als 134 Veröffentlichungen zu 60 Arten evaluiert. Herausragend häufig waren *Alopecurus myosuroides* und *Chenopodium album* Gegenstand der Untersuchungen; für beide Arten sind von jeweils mehr als 10 Arbeitsgruppen Modelle entwickelt worden.

Untersuchungen zur Dynamik von Unkrautpopulationen können sinnvoll und nützlich für das Verständnis ihres dynamischen Verhaltens sein und zur Identifizierung der Lebensstadien und Prozesse beitragen, die wichtig für eine effektive Kontrolle und Regulierung sind (VAN DER WEIDE & VAN GROENENDAEL 1990). So lassen sich aber auch Informations- und Wissenslücken erkennen und beispielsweise Anstöße hinsichtlich weiterer experimenteller

Untersuchungen oder der Entwicklung praktischer Kontrollstrategien initiieren. Allerdings enthält die Mehrzahl der Modelle nur theoretische Untersuchungen oder wurden entwickelt, um allgemeine Empfehlungen für das Unkrautmanagement zu geben (HOLST et al. 2007). Populationsdynamische Modelle werden häufig ihrer selbst willen konstruiert, aber auch zur Evaluierung von Unkrautmanagementmaßnahmen genutzt oder dienen als Basis für Entscheidungshilfesysteme (decision support system, DSS) bzw. in Simulationsstudien zur Entwicklung von Herbizidresistenzen (z. B. SCHWARZ 2004, BENJAMIN et al. 2010, RENTON et al. 2014).

Unkrautpopulationen variieren in Raum und Zeit. Das Verständnis der Dynamiken bestimmter Unkrautarten ist notwendig, um die längerfristigen Risiken der Präsenz und Ausbreitung der Art, meistens hinsichtlich potenzieller Ertragseinbußen, abschätzen zu können (BASTIAANS et al. 2008, BENJAMIN et al. 2009).

Schwachpunkt vieler Modelle sind die Daten, mit denen sie parametrisiert wurden (GRESSEL 2005). Populationsdynamische Modelle werden zwar häufig für langfristige Prognosen genutzt, jedoch stehen nur selten Parameterwerte aus (einem) Langzeitversuch(en) zur Verfügung. In vielen Fällen stammen die Daten aus einer Vielzahl unterschiedlicher und eher kurzfristig angelegter Versuche unter Ergänzung von Parameterwerten aus der Literatur (z.B. MELANDER 1993, PANNELL et al. 2004, TORRA et al. 2008).

Mittel- und langfristige Einschätzung der Entwicklung von Unkrautpopulationen sind aufgrund der ihnen innewohnenden Unsicherheiten schwierig. Die Möglichkeit, Variation in den Daten zwischen den Jahren und verschiedenen Standorten oder die Varianz in den Parameterwerten zu berücksichtigen, ist bei stochastischer Modellierung gegeben (COUSENS 1995, BOLKER 2007).

Neben der Einschätzung möglicher Populationsentwicklungen, wie der Dichte der Pflanzen im Feld oder der Bestimmung der jährlichen Wachstumsrate, interessiert häufig die Übertragbarkeit auf andere Systemkonstellationen. Nur wenige der veröffentlichten Modelle sind überprüft und validiert worden. Eine echter Vergleich auf Übereinstimmung simulierter und beobachteter Werte erfordert tatsächlich unabhängige Daten, da anderenfalls beurteilt wird, wie genau die eigenen Daten beschrieben worden sind (BUCKLEY et al. 2003).

Für *Apera spica-venti* sind in der Vergangenheit bereits zwei populationsdynamische Modelle veröffentlicht worden (HEITEFUSS et al. 1990, MELANDER 1993). Beide Modelle wurden deterministisch angelegt und basieren teilweise auf den an dieser Stelle verwendeten Daten. Die kulturartenspezifische Schätzung populationsdynamischer Parameterwerte mit linearen gemischten Modellen (vgl. **Kapitel 4**) hat die Entwicklung eines stochastischen

Simulationsmodells ermöglicht. Für die Parametrisierung standen die Daten aus insgesamt 15 Jahren zur Verfügung. Anhand unabhängiger Daten aus zwei unterschiedlichen Fruchtfolgen eines weiteren Langzeitversuches wird die Übertragbarkeit und Allgemeingültigkeit des Modells geprüft (SCHULZ et al. 2011).

5.2 Material und Methoden

5.2.1 Die Modellstruktur

Die Entwicklung der Population wird in Ein-Jahres-Schritten simuliert. Innerhalb dieses Jahres wird die Samenbank erneuert: Samen gehen durch Keimung, Auflauf und Verlust der Lebensfähigkeit verloren und neu gebildete Samen werden hinzugefügt (**Abbildung 5-1**). Der Kreislauf beginnt im Herbst mit einer Samenbank, die aus lebens- und keimfähigen Samen von *A. spica-venti* besteht (**SB Start**). Mit Beginn der Anbausaison, können die Samen aus der Samenbank drei Wege nehmen: sie können auflaufen, absterben oder überleben und in der Samenbank verbleiben. Ein Teil der Samen (**abr**) keimt und läuft bereits während der Brachephase vor der Aussaat der Kultur auf (Rüben, Wintergerste). Diese Sämlinge überleben die Aussaat der Kultur nicht. Ein weiterer Anteil Samen kann nach der Aussaat der Kultur (Rüben, Winterweizen, Wintergerste) in diesen keimen und auflaufen (**ak**). Ein weiterer Anteil Samen verbleibt in der Bodensamenbank. Die im Boden verbliebenen Samen unterliegen einer Mortalität (**v1, Samentod**). Unter den Rüben kann es zu einem im Vergleich zu den Getreidekulturen stärkeren Abbau kommen (**v2, andere Samenverluste**).

Das Schicksal der **Juvenilen in der Kultur** ist abhängig von der Kultur. In den Rüben überlebt aufgrund von intensiven Kontrollmaßnahmen keine der Jungpflanzen. In den Getreidekulturen entscheidet allein die Konkurrenz, wie viele der Juvenilen adult werden (**adult, Adulte**). Bis zur Ernte der Kultur haben die überlebenden *A. spica-venti* **Rispen** gebildet. Im Modell kann dieser Entwicklungsschritt auf zwei Wegen kalkuliert werden: direkt aus den juvenilen Pflanzen oder über die adulten. In den Rispen werden Samen gebildet (**SP**), die zu den insgesamt in der Population neu gebildeten Samen führen (**neue Samen**).

Von den neuen Samen wird ein Teil mit dem Erntegut der Getreidekulturen aus der Population entfernt (**e, Samenabfuhr mit Erntegut**). Von den im Feld verbliebenen Samen (**Samen nach Ernte**) ist ein Teil in Abhängigkeit von der Kultur keimfähig (**kf**). Ein Teil dieser **keimfähigen Samen nach Ernte** kann durch Prädation und/oder andere Prozesse verloren gehen (**v2, andere Samenverluste**) oder in den Bodensamenvorrat gelangen.

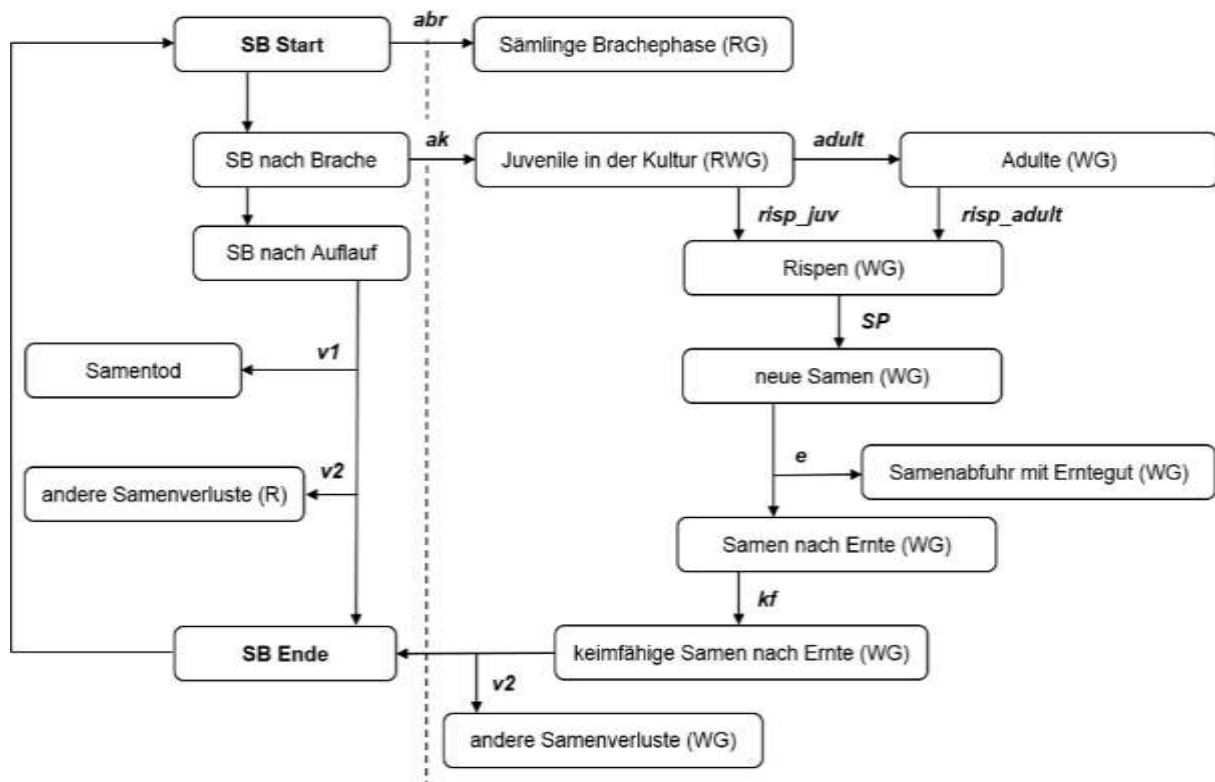


Abbildung 5-1: Die Struktur des Simulationsmodells basierend auf dem Lebenszyklus von *A. spica-venti* in der Fruchtfolge Rüben (R) – Winterweizen (W) – Wintergerste (G). SB: Samenbank. Die gestrichelte Linie trennt die unter- (links) und oberirdische (rechts) Population voneinander. Bezeichnungen in kursiv an den Pfeilen geben die geschätzten Parameter an (vgl. Kapitel 4).

Die überlebenden und in der Population verbliebenen Samen bilden die Samenbank am Ende des Anbaujahres (**SB Ende**). Sie ist gleichzeitig der Startpunkt für die nächste Saison (**SB Start**). In der Periode zwischen zwei Anbauphasen ist die Population nur in Form von Samen vorhanden, ohne dass im Feld Pflanzen stehen. Für *A. spica-venti* ist diese off-Phase sehr kurz, da die Art im Sommer reift und bereits im Herbst wieder auflaufen kann.

Die einzige Eingangsvariable ist der Bodensamenvorrat am Beginn der Simulationen. Ausgabevariablen kann die Anzahl der Individuen zu jedem Zeitpunkt der Simulation sein. Das Simulationsmodell wurde mit R language and environment (R CORE TEAM 2014) erstellt.

Tabelle 5-1: Parameterwerte des Basismodells. Werte in den Gleichungen der Form $a + b \cdot x$ bzw. $a + b \cdot x + c \cdot x^2$ wie berechnet auf log-transformierter Ebene. SE_a, SE_b und SE_c Standardfehler für Achsenabschnitt und Steigung.

Parameter	Kultur	Wert	SE_a	SE_b	SE_c
<i>abr</i> , Auflauf	R	$1,99 - 0,45 \cdot x + 0,10 \cdot x^2$	0,37	0,20	0,04
Brachephase	G	$1,02 + 0,03 \cdot x$	0,46	0,12	
<i>ak</i> , Auflauf in Kultur	R	$0,07 + 0,00 \cdot x$	0,04	0,01	
	W	$1,36 + 0,06 \cdot x$	0,19	0,06	
	G	$1,29 + 0,05 \cdot x$	0,18	0,04	
<i>adult</i> , Adultenrate	W	$0,77 + 0,50 \cdot x$	0,27	0,09	
	G	$1,81 + 0,13 \cdot x$	0,30	0,09	
<i>risp_juv</i> , Rispenbildung aus Jungpflanzen	W	$1,18 + 0,50 \cdot x$	0,57	0,15	
	G	$0,64 + 0,54 \cdot x$	0,70	0,20	
<i>risp_adult</i> , Rispen der Adulten	W	$0,50 + 1,06 \cdot x$	0,31	0,09	
	G	$0,16 + 1,12 \cdot x$	0,33	0,11	
<i>SP</i> , Samen in Rispen	W	$6,05 + 1,19 \cdot x$	0,34	0,07	
	G	$6,57 + 1,21 \cdot x$	0,23	0,05	
<i>e</i> , Samenexport mit Erntegut	W	$-2,13 + 0,39 \cdot x$	4,43	0,42	
	G	$-1,52 + 0,86 \cdot x$	3,11	0,28	
<i>kf</i> , Keimfähigkeit ^a	W	0,2247 (0,2077)			
	G	0,3016 (0,1965)			
<i>v1</i> , Mortalität Samen im Boden ^b	RWG	0,1099			
<i>v2</i> , Andere Samenverluste	R	$-0,16 + 0,08 \cdot x + 0,26 \cdot x^2$	0,11	0,07	0,02
	W	$-10,16 + 4,10 \cdot x - 0,24 \cdot x^2$	1,40	0,49	0,04
	G	$0,08 + 0,99 \cdot x$	0,02	0,00	

^a mittlere Keimfähigkeit (Standardabweichung)

^b mittlere Samenabbaurate für das 1. Jahr

5.2.2 Parametrisierung des Modells

Die Parameterwerte des Modells (Basismodells) wurden aus den Daten des langjährigen Feldversuches der Weendelsbreite mit linearen gemischten Modellen geschätzt (**Kapitel 4**). Die konkreten Parameterwerte für Achsenabschnitt und Steigung sind in **Tabelle 5-1** zusammengefasst. Die Werte gehen in Form der Gleichung $y = a + b \cdot x$ in das Simulationsmodell ein. Für a und b wurden auf Basis der Standardfehler (SE) die Standardabweichungen (SD) berechnet. Die Parameterwerte werden im Simulationsmodell als normal verteilt angenommen. Die Normalverteilung wird definiert durch den Parameterwert und die Standardabweichung. Unmittelbar vor jeder Kalkulation im

Simulationsmodell werden die entsprechenden Parameterwerte aus der angegebenen Normalverteilung gezogen. Daraus ergibt sich die Stochastik im Modell.

Die Kalkulationen im Simulationsmodell finden – wie die Schätzung der Parameterwerte – auf der Ebene der mit dem natürlichen Logarithmus (unter hinzufügen einer eins) transformierten Daten statt.

Der einzige fixierte Parameterwert im Modell ist die Mortalität der im Boden verbliebenen Samen (νI). Der Abbau konnte nicht exponentiell (gleichbleibende Rate über die Jahre) bestimmt werden (**Abbildung 4-13**). Im ersten Jahr lag die Abbaurate bei 10,99 %. Diese wird in das Simulationsmodell übernommen.

5.2.3 Annahmen und Beschränkungen im Modell

Eine Annahme, die sich aus den Daten des Feldversuches heraus ergibt, ist, dass vor der Aussaat jeder Kultur gepflügt wird. Während in den Rüben stets eine komplette Kontrolle der im Frühjahr aufgelaufenen juvenilen Pflanzen stattfindet, können diese sich in den Getreidekulturen bis zur Samenreife entwickeln. Die Bodensamenbank wird im Simulationsmodell in ihrer Gesamtheit betrachtet und nicht horizontal unterteilt. Für das Basismodell wird als Startwert der Bodensamenbank der Median über alle Jahre und Kulturen aus dem Feldversuch in Höhe von 2.500 Samen/m² (0-25 cm Tiefe) verwendet.

Aufgrund der den Parameterwerten zugrunde liegenden Stochastik und um sicherzustellen, dass nur biologisch sinnvolle Ergebnisse kalkuliert werden, wurden die folgenden Begrenzungen eingeführt:

- in den Simulationen können maximal so viele Samen wie im Bodensamenvorrat vorhanden auflaufen
- es können nicht mehr Pflanzen adult werden, als Juvenile kalkuliert wurden
- die anderen Samenverluste ($\nu 2$) in den Getreidekulturen betragen maximal 70 % der neu gebildeten Samen (WESTERMAN et al. 2003, FISCHER et al. 2011).

Es wurden 1.000 virtuelle Populationen erzeugt und deren Entwicklung über 15 Jahre simuliert.

Tabelle 5-2: Angaben zum Versuch des Vergleichsdatensatzes.

Standort- eigenschaften	88 m ü NN Sandlöss auf Endmoräne der Saale-Eiszeit Jahresmitteltemperatur (1997-2009) 9,5 °C Mittlerer Jahresniederschlag (1997-2009) 587 mm Ackerwertzahl 48 (30-55) pH 5,8
Fruchtfolgen	Marktfruchtfolge (Winterraps – Winterweizen1 – Winterroggen – Brache/Erbsen – Winterweizen2 – Wintergerste) Futterbaufuchtfolge (Winterraps – Wintergerste – Luzerne/Klee/Gras – Winterroggen – Mais – Winterweizen)
Düngung	1. Rotation 120 – 160 kg N/ha 2. Rotation 100 – 120 kg N/ha
Pflanzenschutz	Kein Herbizideinsatz, Fungizide (Getreide) und Insektizide (Winterraps) situationsbezogen appliziert
Unkrautbonitur	Anzahl Pflanzen <i>A. spica-venti</i> im Frühjahr Anzahl Rispen <i>A. spica-venti</i> vor dem Ährenschieben

5.2.4 Vergleichsdatensatz

Für den Vergleich der mit dem Basismodell simulierten Ergebnisse standen die Daten des 1995 angelegten Feldversuches „Strategievergleich – umweltschonender Pflanzenschutz“ auf dem Versuchsfeld Dahnsdorf am Standort Kleinmachnow des Julius Kühn-Instituts zur Verfügung. Über insgesamt 12 Jahre sind in zwei jeweils sechsfeldrigen Fruchtfolgen (getreidebetonte Marktfruchtfolge mit 67 % Anteil Wintergetreide und eine Futterbaufuchtfolge mit 50 % Wintergetreide) die Dichte von *A. spica-venti*-Pflanzen im Frühjahr und die der Rispen unmittelbar vor dem Ährenschieben der Getreidekulturen ermittelt worden. Wichtige Versuchsdaten sind in **Tabelle 5-2** zusammengefasst. Ausführliche Informationen zur Anlage des Versuches sind bei PALLUTT et al. (2010) zu finden.

Es standen nur für den Winterweizen, die Wintergerste und Rüben populationsdynamische Parameter zur Verfügung. Daher mussten für den Vergleich einige Vereinfachungen angenommen werden. Ein echter Vergleich auf Übereinstimmung kann nur für die beiden genannten Getreidekulturen durchgeführt werden. Für alle weiteren Kulturen, die in Dahnsdorf angebaut worden sind, wurden folgende Annahmen getroffen:

- Sommerkulturen und Winterraps werden im Vergleichsmodell mit den Parameterwerten von Rüben belegt (**Tabelle 5-1**). In der Analyse der Frühjahrsdichten des Winterrapses werden aufgrund des zu den Rüben abweichenden Aussaatzeitraumes die für die Brachephase kalkulierten Dichten verwendet.

- der Winterroggen, dessen Saattermin im Allgemeinen zwischen Wintergerste und Winterweizen liegt, dessen Ernte jedoch erst nach dem Weizen stattfindet, wird in den Simulationen wie Wintergerste behandelt. In einer vorangegangenen Analyse der Daten zeigte sich, dass die Frühjahrsdichten von *A. spica-venti* im Winterroggen zwischen denen der anderen beiden Getreidekulturen liegen, jedoch die geringsten Dichten der Rispen ermittelt wurden (AMMON 1979, SCHULZ et al. 2011, DIDON et al. 2014).

Für den Vergleich von simulierten Ergebnissen mit realen Beobachtungen, wurden die mit den Vergleichsdaten vorgegebenen Fruchtfolgen simuliert. Da keine Angaben zur Bodensamenbank des Standortes Dahnsdorf vorlagen, wurde der gleiche Startwert für den Bodensamenvorrat wie im Basismodell angenommen (2.500 Samen/m² (0-25 cm Tiefe)). Die Überprüfung des Modells beinhaltete einen Vergleich der simulierten mit den beobachteten Dichten der Pflanzen im Frühjahr und der Rispen vor der Ernte in den Getreidekulturen. Aufgrund der dem Simulationsmodell innewohnenden Stochastik, wurden je Fruchtfolge 1.000 virtuelle *A. spica-venti* Populationen über jeweils 12 Jahre bzw. zwei volle Rotationen simuliert.

5.3 Ergebnisse

5.3.1 Das Basismodell

Mit dem Basismodell wurde die Fruchtfolge des Originalversuches Rüben – Winterweizen – Wintergerste über fünf vollständige Rotationen simuliert. Ausgehend von einem Bodensamenvorrat von 2.500 Samen/m² (0-25 cm Tiefe), sank dieser zunächst in den ersten drei Rotationen deutlich ab. Vor Beginn der dritten Anbausaison des Winterweizens lag der Median bei einem Zehntel des ursprünglichen Samenvorrates. In den beiden nachfolgenden Rotationen wurde im Median das Niveau des initialen Samenvorrates wieder erreicht (**Abbildung 5-2**). Wie die Boxplots zeigen, nahm mit zunehmender Simulationsdauer einerseits die Größe der Boxen, andererseits aber auch die Länge der Antennen zu, was auf eine Zunahme der Streuung zurückzuführen ist.

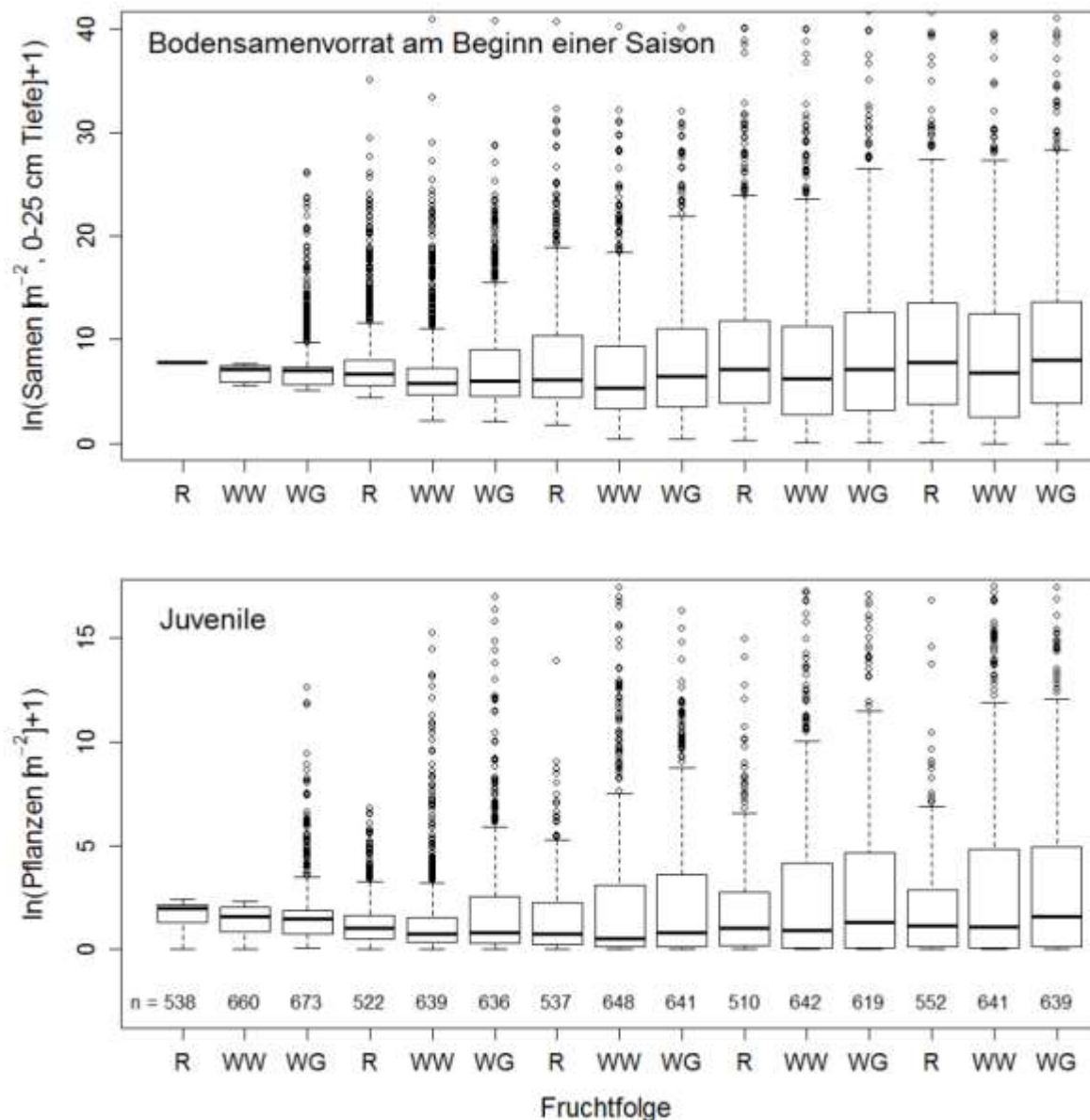


Abbildung 5-2: Ergebnisse der Simulationen mit dem Basismodell für den Bodensamenvorrat am Beginn einer Anbausaison (oben) und der Etablierung juveniler *A. spica-venti* im Frühjahr (unten) im Verlauf von fünf Rotationen der Fruchtfolge Rüben (R) – Winterweizen (WW) – Wintergerste (WG). Obere Abbildung $n = 1000$. Untere Abbildung variable n , da nur Populationen mit Pflanzendichten > 0 im Boxplot.

Für die juvenilen *A. spica-venti* im Feld wurden erst mit zunehmender Simulationsdauer die kulturartenspezifischen Keim- und Auflaufbedingungen sichtbar. Zur besseren Lesbarkeit, wurden in den Boxplots nur Werte größer als Null berücksichtigt. Für alle Kulturen waren die Mediane der Frühjahrsdichten sehr gering, die Streuung der Daten aber hoch. Das hatte Auswirkungen auf die Dichten in den weiteren Entwicklungsstadien.

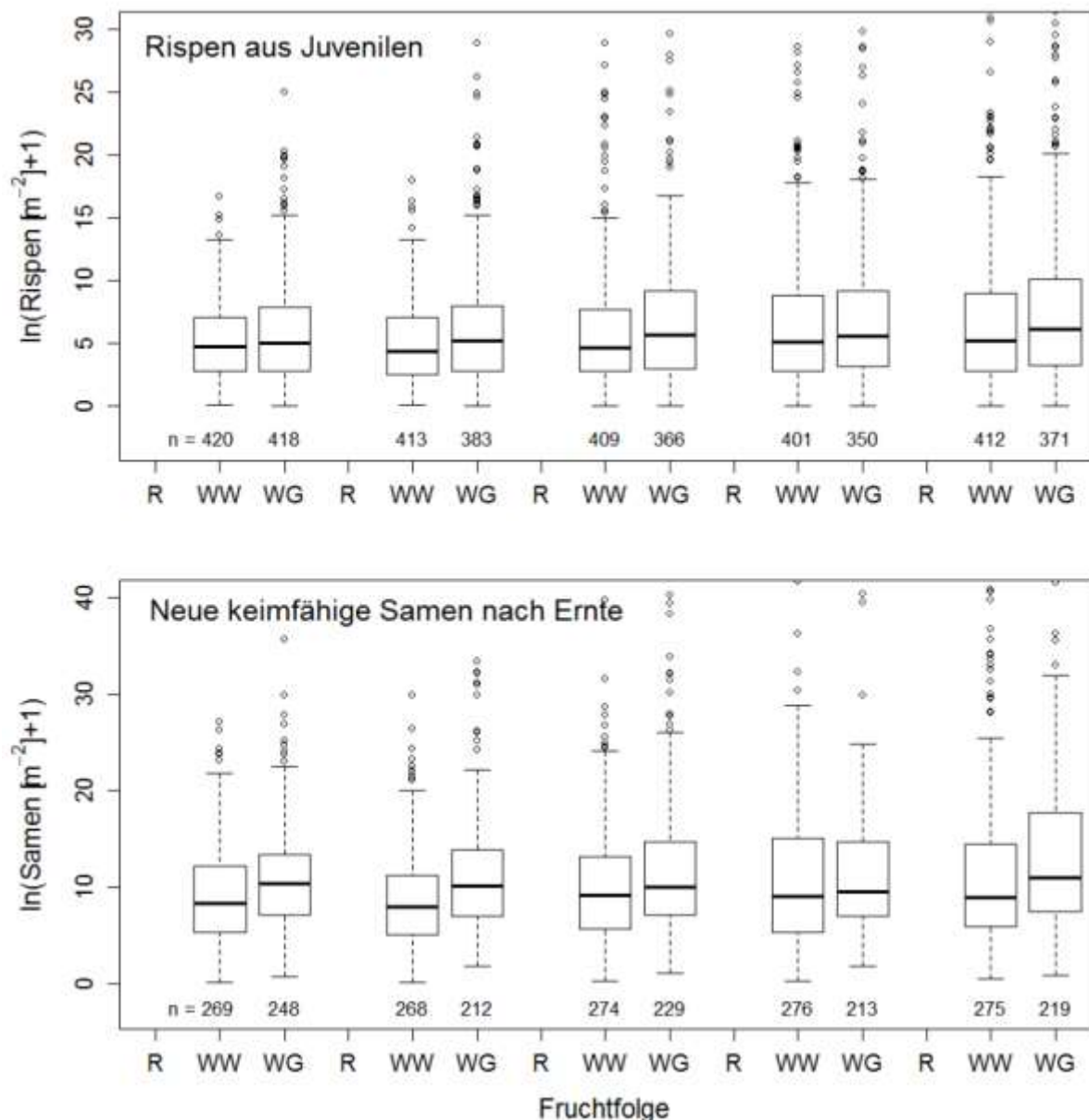


Abbildung 5-3: Ergebnisse der Simulationen mit dem Basismodell. Entwicklung der Bildung von Rispen und des potenziellen neuen Sameneintrages über fünf Rotationen. Variable n, da nur Populationen mit Rispendichten > 0 und Sameneintrag > 0 in den Boxplots.

Bis zur Ernte entwickelten sich in der Wintergerste (Median 228 Rispen/m²) in weniger Populationen mehr Rispen als im Vergleich zum Winterweizen (Median 120 Rispen/m²). Ähnlich verhielt es sich mit der Samenbildung. Sie war in der Wintergerste ebenfalls höher als im Winterweizen (**Abbildung 5-3**). In der Folge waren die Samenverluste, die zwischen der Ernte und dem Beginn der nächsten Anbausaison eintreten konnten, ebenfalls in der Wintergerste höher als im Winterweizen (**Abbildung 5-4**). Während sich diese Variable in den Getreidekulturen auf die nach der Ernte im Feld verbliebenen keimfähigen Samen bezieht, handelt es sich in den Rüben um Samen, die nach den Auflaufkohorten (während

Brachephase und in Kultur) im Bodensamenvorrat verblieben waren. Für die bessere Lesbarkeit wurden in den Boxplots nur Populationen berücksichtigt, in denen die Samenverluste größer als Null waren. Für die Rüben sind auf diese Weise zwischen 509 und 598 Populationen in die einzelnen Boxplots eingegangen, mit anderen Worten wurde in mehr als der Hälfte aller 1000 virtuellen Populationen der Bodensamenvorrat von *A. spica-venti* unter dem Anbau der Rüben deutlich reduziert (**Abbildung 5-4**).

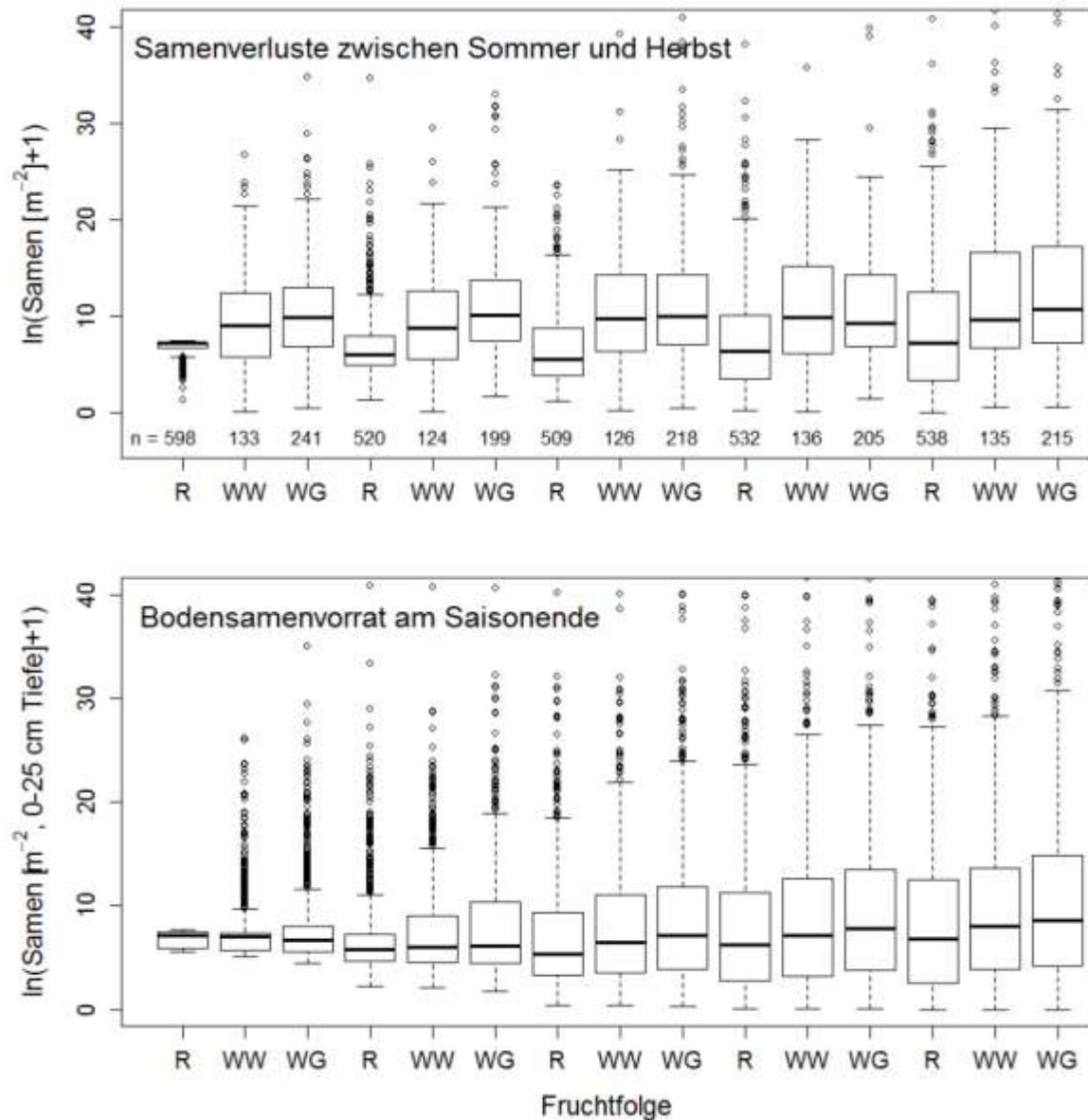


Abbildung 5-4: Ergebnisse der Simulationen mit dem Basismodell. Die simulierten Verluste neuer keimfähiger Samen, die nach der Ernte im Feld verblieben (Getreidekulturen) sowie der über die Anbausaison im Boden verloren gehenden Samen (Rüben) (oben) und die simulierte Entwicklung der Samenbank am Ende einer jeden Saison (unten).

Obere Abbildung: variable n, da nur Populationen mit Samenverlusten > 0 im Boxplot. Untere Abbildung n = 1000.

Über alle 1000 virtuellen Populationen hinweg, fand ein Zuwachs der Bodensamenbank von *A. spica-venti* über den simulierten Zeitraum von 15 Jahren statt. Innerhalb der fünf Rotationen kam es in beiden Getreidekulturen zu einem höheren Sameneintrag, als in den Rüben abgebaut werden konnte.

5.3.2 Vergleichsdatensatz

Ausgehend von jeweils einem medianen Bodensamenvorrat von 2.500 Samen/m² (0-25 cm Tiefe), wurden die Marktfruchtfolge und die Futterbaufruchtfolge des Vergleichsdatensatzes simuliert. Die Marktfruchtfolge, mit einem Wintergetreideanteil von 67 %, entsprach in der simulierten Form im Prinzip der Folge des Basismodells mit Rüben – Winterweizen – Wintergerste in entsprechender Wiederholung. In der Futterbau-Fruchtfolge wurde nur in jedem zweiten Jahr ein Wintergetreide angebaut, was einen Anteil von 50 % ergibt.

Die Entwicklung der Dichten der juvenilen *A. spica-venti* im Frühjahr ist in den **Abbildungen 5-5** und **5-6** für die beiden Fruchtfolgen dargestellt. Unabhängig von der Kultur, wurden die mittleren Dichten deutlich niedriger simuliert als im Feldversuch beobachtet.

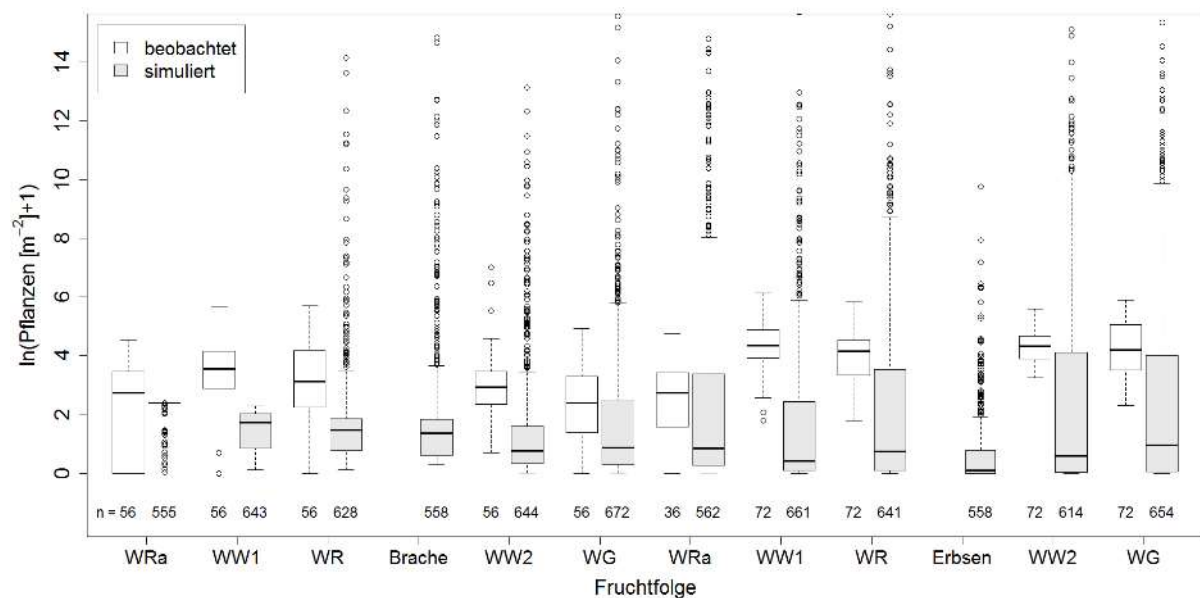


Abbildung 5-5: Vergleich der simulierten und beobachteten Dichten der juvenilen *A. spica-venti* im Frühjahr in der Markt-Fruchtfolge.

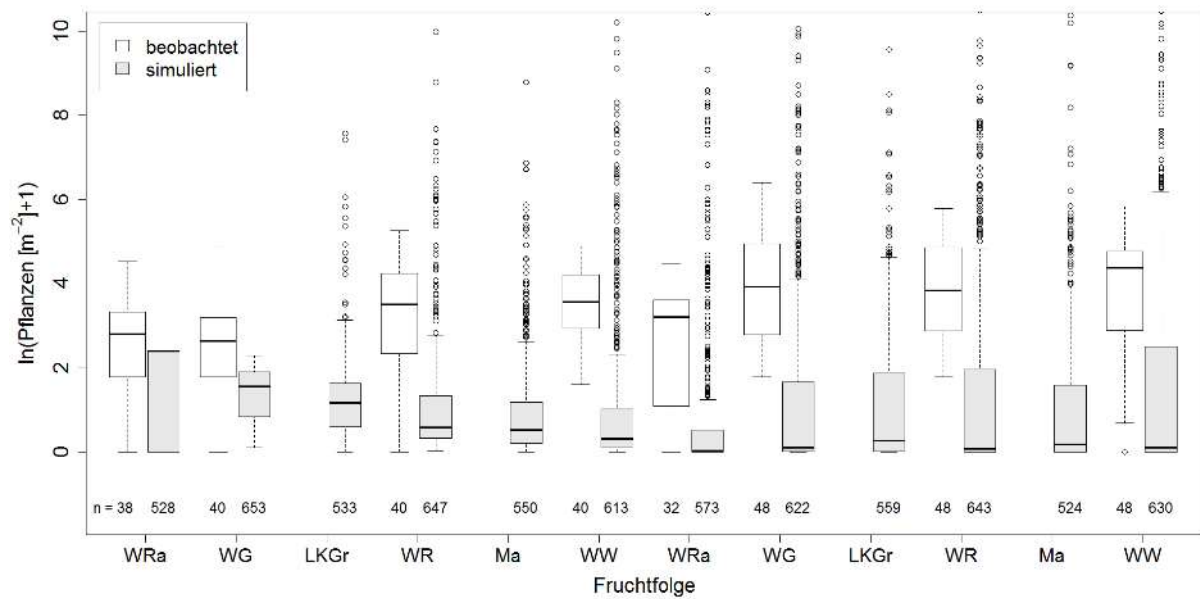


Abbildung 5-6: Vergleich der simulierten und beobachteten Dichten der juvenilen *A. spica-venti* im Frühjahr in der Futterbau-Fruchtfolge.

Ein anderes Bild ergibt sich für die Rispfen vor der Ernte. Der Verlauf der Befallsentwicklung wird besser nachgebildet als es für die juvenilen Pflanzen der Fall war. Hier gibt es eine relativ gute Übereinstimmung von den beobachteten und simulierten Dichten (**Abbildungen 5-7 und 5-8**). Die Mediane befinden sich auf einem ähnlichen Niveau, liegen für die simulierten Dichten in allen Kulturen jedoch über denen der im Feldversuch beobachteten. Mit anderen Worten überschätzt das Modell die Dichten gegenüber den real beobachteten (vor allem für die Futterbau-Fruchtfolge).

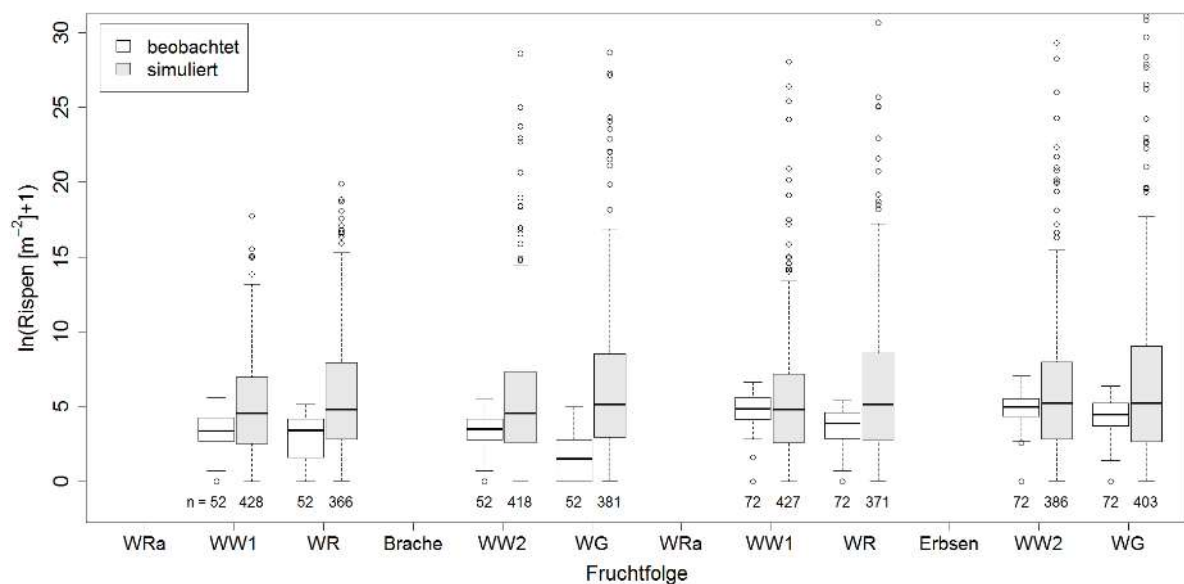


Abbildung 5-7: Vergleich der simulierten und beobachteten Dichten der Rispfen von *A. spica-venti* in den Getreidekulturen der Markt-Fruchtfolge.

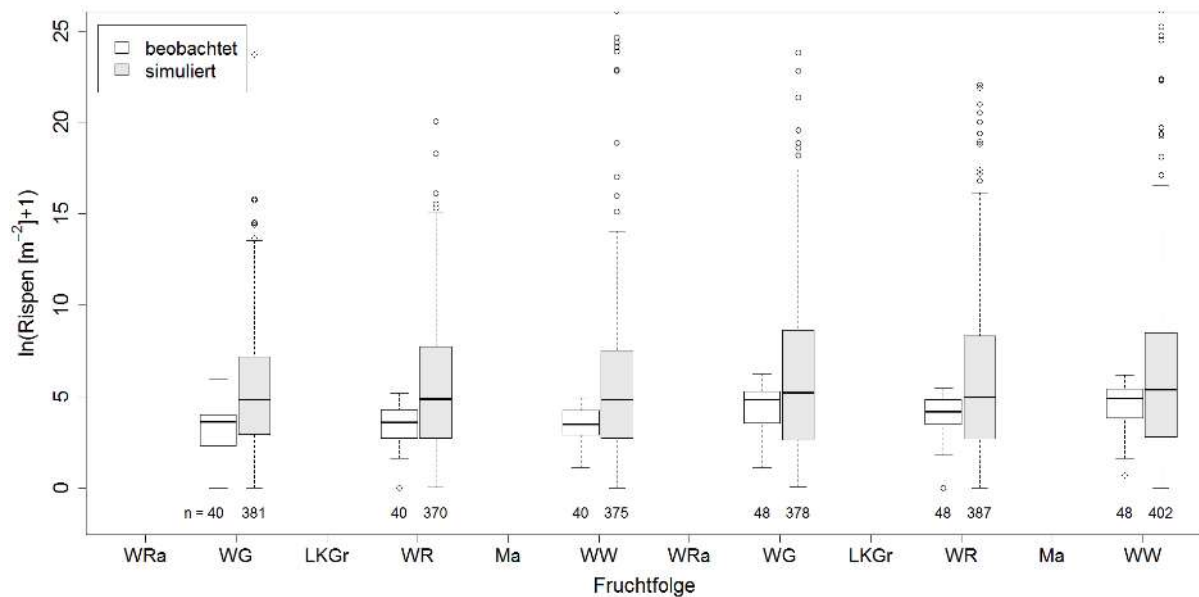


Abbildung 5-8: Vergleich der simulierten und beobachteten Dichten der Rispen von *A. spica-venti* in den Getreidekulturen der Futterbau-Fruchtfolge.

Für den Winterweizen stimmen die Entwicklungen insbesondere in der Marktfruchtfolge am besten überein. Für den Winterroggen und die Wintergerste gibt es größere Abweichungen in der Dichte.

5.4 Diskussion

Erstmals wurde mit der vorliegenden Arbeit ein stochastisches populationsdynamisches Modell für *A. spica-venti* präsentiert. Damit ergibt sich die Möglichkeit, die Entwicklung von *A. spica-venti* unter definierten Bedingungen in verschiedenen Umwelten zu prognostizieren und die Wirkung von Kultur und Fruchtfolge, beispielsweise auf die Dynamik der Populationsgröße, zu beurteilen.

Für die Parametrisierung des Basismodells wurden die Daten des Langzeitversuches Weendelsbreite genutzt. Zwar stammen die Daten von einem Standort, jedoch wurden sie zum überwiegenden Teil über einen Zeitraum von 15 Jahren gewonnen. Die unterschiedlichen Umwelterfahrungen einzelner Jahre können zu sehr unterschiedlichen Reaktionen der Populationen führen (FERNANDEZ-QUINTANILLA 1988). Die Schätzung der Parameterwerte mit linearen gemischten Modellen ermöglichte die Übertragung der den Daten innewohnende Stochastik in das Simulationsmodell.

Die Dynamik einer Population lässt sich gut an der Entwicklung der Bodensamenbank erkennen. In den Simulationen der 1.000 virtuellen Populationen über 15 Jahre hinweg wurde

die mediane Bodensamenbank zunächst deutlich reduziert, nahm zum Ende hin wieder zu und übertraf leicht das Ausgangsniveau. Eine kontinuierliche Zunahme war hingegen für die Streuung der Daten zu beobachten, was einer zunehmenden Unsicherheit in den Daten gleichzusetzen ist. Im Allgemeinen ist es schwierig, aufgrund der ihnen innewohnenden Unsicherheiten langfristige Unkrautpopulationsdynamiken vorherzusagen (FRECKLETON & WATKINSON 1998). Dennoch scheint das Ergebnis realistischer, als die Simulationen von HEITEFUSS et al. (1990). Ihr Modell beruht ebenfalls auf den Daten des Langzeitversuches der Weendelsbreite. Sie schätzten aus den Daten der ersten sieben der insgesamt 15 Versuchsjahre mittlere Parameterwerte. Auf dieser Basis simulierten HEITEFUSS et al. (1990) eine langsame und stetige Zunahme der Bodensamenbank. Die kulturartenspezifischen Unterschiede traten bei ihnen deutlich zutage. Mit dem stochastischen Modell wurden sie erst mit der zweiten Rotation sichtbar und waren insgesamt weniger deutlich. Im Vergleich der Modelle zeigt sich zudem, dass die voneinander abweichende Datenbasis zu unterschiedlichen Ergebnissen führt. Während im deterministischen Modell von HEITEFUSS et al. (1990) die stärksten Zunahmen des Bodensamenvorrates für den Winterweizen simuliert wurden, ist das Ergebnis mit dem stochastischen Modell weniger eindeutig, da mit ihm die gesamte Häufigkeitsverteilung der erwarteten Werte abgebildet wurde. Es wurde zwar keine Simulation nur mit den mittleren Parameterwerten durchgeführt, jedoch würde das Ergebnis wahrscheinlich sehr verschieden von dem abgebildeten Durchschnitt aus 1.000 virtuellen Populationen ausfallen (FRECKLETON & WATKINSON 1998a).

Unkrautpopulationsdynamische Simulationsmodelle werden häufig, wie das hier vorgestellte für *A. spica-venti* in der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste, für sehr spezifische Situationen entwickelt und parametrisiert (HOLST et al. 2007). Ob sie auch auf andere Situationen, ohne größere Modifikationen übertragen werden können oder gar allgemeingültig sind, kann anhand des Vergleiches von Simulationsergebnissen und realen Beobachtungen bestimmt werden (ORESKE et al. 1994). Die Einzigartigkeit der modellierten Situationen bestehend aus den angebauten Kulturen, der Bodenbearbeitung und anderen Managementmaßnahmen, macht es schwierig, es im Vergleich mit einem anderen einzigartigen System für allgemeingültig zu erklären (BENJAMIN et al. 2009). Zudem stehen nur selten dafür geeignete und langfristige Daten zur Verfügung (BENJAMIN et al. 2010).

In der vorliegenden Untersuchung konnten die Daten eines 12jährigen Versuches verwendet werden, um zu überprüfen, ob die Simulationsergebnisse weitestgehend auf reale Situationen übertragbar sind. Wie sich zeigte, wurden seitens des Modells die Dichten von *A. spica-venti*

im Frühjahr deutlich unterschätzt. Gute Übereinstimmungen wurden hingegen zwischen den simulierten und beobachteten Dichten der Rispen erzielt.

Die geringen Frühjahrsdichten könnten im Zusammenhang mit der Startvariablen des Modells, dem Bodensamenvorrat zu sehen sein. Da dieser für den Vergleichsstandort Dahnsdorf nicht bekannt war, wurde der des Basismodells gewählt; dem Median über alle Jahre und Kulturen des Originalversuches. Mit 2.500 Samen/m² (0-25 cm Tiefe) ist der Gehalt mit *A. spica-venti* im Vergleich zu anderen Standorten als hoch einzuschätzen. ALBRECHT & BACHTHALER (1989) ermittelten für bayerische Standorte Medianwerte zwischen 30 und 1.130 Samen/m² (bezogen auf die Pflugsohle). Die Auflaufraten von Unkräutern werden – in Abhängigkeit von der Bodenbearbeitung – mit 0,3 bis 9 % angegeben (KOCH 1969). Dabei haben die meso- und mikroklimatischen Bedingungen, insbesondere der Feuchtegehalt der Bodenkrume, einen signifikanten Einfluss auf Keimung und Auflaufverhalten von *A. spica-venti* (MELANDER et al. 2008, ANDREASEN & SKOVGAARD 2009). Mit der Auflaufrate wird zum einen die aktuelle konkurrenzwirksame Verunkrautung im Feld bestimmt. Sie ist aber auch die Basis für mögliche Änderungen der Populationsgröße (Samenbildung in dem Jahr). Zur Prognose der im Frühjahr zu erwartenden Dichte von *A. spica-venti* ist das Modell – zumindest, wenn die Größe der Bodensamenbank nicht bekannt ist – weniger geeignet. ZWERGER & HURLE (1990) konnten nach einigen Korrekturen im Modell, die im Feld beobachteten Populationsentwicklungen für verschiedene Arten relativ gut nachbilden. Jedoch war ihre Startvariable die im ersten Jahr des Versuches beobachtete Pflanzenanzahl. Jungpflanzen sind das Stadium für Unkrautmanagementmaßnahmen. Die Dichte der Rispen dagegen kann als ein Maß für die Güte der Kontrollmaßnahmen in der aktuellen Anbausaison gesehen werden (MELANDER et al. 2008). Weder auf der Weendelsbreite noch in dem Vergleichsversuch Dahnsdorf wurde eine Bekämpfung durchgeführt. Die Bildung der Rispen und deren Wachstum wurden allein durch die Entwicklungsbedingungen und die Konkurrenzsituation in der jeweiligen Kultur bestimmt. Im direkten Vergleich der Mediane der simulierten und der beobachteten Rispendichten waren die Unterschiede gering. Vermutlich ist das auf unterschiedlich hohe Bestockungsraten in den beiden Versuchen, der Weendelsbreite und dem Vergleichsversuch, zurückzuführen. Während im letztgenannten *A. spica-venti* in Winterweizen 1,2 bis 1,6 Rispen/Pflanze (Median, je nach Fruchtfolge und Rotation) ausbildete, waren es auf der Weendelsbreite im Median 3 Rispen/Pflanze. Ähnliche Unterschiede gibt es für die Wintergerste (0,6 bis 1,9 Rispen/Pflanze (Median, je nach Fruchtfolge und Rotation) im Vergleich zu 2 Rispen/Pflanze auf der Weendelsbreite)

(Kapitel 2 und 3). Diese Unterschiede können die für die Jungpflanzen aufgetretene Diskrepanz zwischen simulierten und real im Feld beobachteten Dichten, ausgeglichen haben. Das hier präsentierte Modell zeigt, dass sowohl die Dynamik von *A. spica-venti* stochastisch abgebildet werden kann und – unter bestimmten Voraussetzungen – durchaus realitätsnahe Ergebnisse erzielt werden.

5.5 Literatur

- Albrecht, H. & Bachthaler, G. (1989). Unkrautsamengehalte und Bodeneigenschaften von Ackerflächen in Bayern. *Weed Research*, 30, 101–108.
- Ammon, H. U. (1979). Lichtverhältnisse in Beständen verschiedener Kulturpflanzen resp. Sorten im Verlaufe der Vegetationsperiode und ihre Auswirkungen auf einige Unkräuter. *EWRS Symposium The influence of different factors on the development and control of weeds*. 257–263.
- Andreasen, C. & Skovgaard, I. M. (2009). Crop and soil factors of importance for the distribution of plant species on arable fields in Denmark. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 133, 61–67.
- Bastiaans, L., Paolini, R. & Baumann, D. T. (2008). Focus on ecological weed management: what is hindering adoption? *Weed Research*, 48, 481–491.
- Benjamin, L. R., Milne, A. E., Parsons, D. J., Cussans, J. & Lutman, P. J. W. (2009). Using stochastic dynamic programming to support weed management decisions over a rotation. *Weed Research*, 49, 207–216.
- Benjamin, L. R., Milne, A. E., Parsons, D. J. & Lutman, P. J. W. (2010). A model to simulate yield losses in winter wheat caused by weeds, for use in a weed management decision support system. *Crop Protection*, 29, 1264–1273.
- Bolker, B. (2007). *Ecological Models and Data in R* (p. 508). Princeton, Oxford: Princeton University Press.
- Buckley, Y. M., Briese, D. T. & Rees, M. (2003). Demography and management of the invasive plant species *Hypericum perforatum*. II. Construction and use of an individual-based model to predict population dynamics and the effects of management strategies. *Journal of Applied Ecology*, 40, 494–507.
- Cousens, R. (1995). Can we determine the intrinsic dynamics of real plant populations. *Functional Ecology*, 9, 15–20.
- Didon, U. M. E., Kolseth, A.-K., Widmark, D. & Persson, P. (2014). Cover crop residues — effects on germination and early growth of annual weeds. *Weed Science*, 62, 294–302.
- Fernandez-Quintanilla, C. (1988). Studying the population dynamics of weeds. *Weed Research*, 28, 443–447.

- Fischer, C., Thies, C. & Tschardtke, T. (2011). Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 297–303.
- Freckleton, R. P. & Watkinson, A. R. (1998a). How does temporal variability affect predictions of weed population numbers? *Journal of Applied Ecology*, 35, 340–344.
- Freckleton, R. P. & Watkinson, A. R. (1998b). Predicting the determinants of weed abundance: a model for the population dynamics of *Chenopodium album* in sugar beet. *Journal of Applied Ecology*, 35, 904–920.
- Gressel, J. (2005). Problems in qualifying and quantifying assumptions in plant protection models: Resultant simulations can be mistaken by a factor of million. *Crop Protection*, 24, 1007–1015.
- Heitefuss, R., Bodendörfer, H., Gerowitt, B. & Kaiser, F. (1990). Langfristige Entwicklung und Simulation einer Unkrautpopulation in der Fruchtfolge Rüben-Winterweizen-Wintergerste bei unterschiedlicher Häufigkeit der Bekämpfung. *EWRS Symposium. Integrated Weed Management in Cereals*. Helsinki. 153–161.
- Holst, N., Rasmussen, I. A. & Bastiaans, L. (2007). Field weed population dynamics: a review of model approaches and applications. *Weed Research*, 47, 1–14.
- Koch, W. (1969). Einfluß von Umweltfaktoren auf die Samenphase annueller Unkräuter insbesondere unter dem Gesichtspunkt der Unkrautbekämpfung. Diss. Univ. Hohenheim.
- Melander, B. (1993). Population dynamics of *Apera spica-venti* as influenced by cultural methods. *Brighton Crop Protection Conference. Weeds*. 107–112.
- Melander, B., Holst, N., Jensen, P. K., Hansen, E. M. & Olesen, J. E. (2008). *Apera spica-venti* population dynamics and impact on crop yield as affected by tillage, crop rotation, location and herbicide programmes. *Weed Research*, 48, 48–57.
- Oreskes, N., Shrader-Frechette, K., & Belitz, K. (1994). Verification, validation, and confirmation of numerical models in the earth sciences. *Science*, 263, 641–646.
- Pallutt, B., Jahn, M., Freier, B. & Moll, E. (2010). Dauerfeldversuche auf dem Versuchsfeld Dahnsdorf unter besonderer Berücksichtigung der Unkrautbekämpfung. *Journal Für Kulturpflanzen*, 62, 238–247.
- Pannell, D. J., Stewart, V., Bennett, A., Monjardino, M., Schmidt, C. & Powles, S. B. (2004). RIM: a bioeconomic model for integrated weed management of *Lolium rigidum* in Western Australia. *Agricultural Systems*, 79, 305–325.
- Renton, M., Busi, R. & Neve, P. (2014). Herbicide resistance modelling: past, present and future. *Pest Management Science*, 70, 1394–1404.
- Schulz, A., Pallutt, B. & Gerowitt, B. (2011). Effects of crop rotation and reduced nitrogen fertilisation on *Apera spica-venti* populations in a long-term experiment. *Communication of Applied Biological Sciences*, 76/2, 479–483.

- Schwarz, J. (2004). Entscheidungsmodelle in der Unkrautbekämpfung - Stand und Perspektiven. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal for Plant Diseases and Protection, Sonderheft XIX*, 989–994.
- Torra, J., Gonzalez-Andujar, J. L. & Recasens, J. (2008). Modelling the population dynamics of *Papaver rhoeas* under various weed management systems in a Mediterranean climate. *Weed Research*, 48, 136–146.
- Van der Weide, R. Y. & Van Groenendael, J. M. (1990). How useful are population dynamical models: an example from *Galium aparine* L. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal for Plant Diseases and Protection, Sonderheft XII*, 147–155.
- Westerman, P. R., Wes, J. S., Kropff, M. J. & Van der Werf, W. (2003). Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology*, 40, 824–836.
- Zwenger, P. & Hurle, K. (1990). Untersuchungen zur Abbildungsgüte simulierter Befallsverläufe bei Unkräutern. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal for Plant Diseases and Protection, Sonderheft*, 97, 133–141.

6 Vergleich sensitiver Populationen von *Apera spica-venti* L. (P.B.) hinsichtlich der Wirkung des ALS-Inhibitors Iodosulfuron

A Comparison of sensitive reference populations of *Apera spica-venti* L. (P.B.) to ALS inhibiting iodosulfuron

Andrea Schulz & Bärbel Gerowitt

Julius-Kühn-Archiv 434, 2012, 51-56.

Zusammenfassung

Der Biotest zum Nachweis der Herbizidresistenz in einer Ungraspopulation ist eine in vielen Einrichtungen durchgeführte Methode, die unabhängig vom Resistenzmechanismus eine erste Einschätzung des Resistenzgrades ermöglicht. Die Einstufung des Resistenzgrades einer Population erfolgt in der Regel anhand eines mitgeführten sensitiven Standards. Im Gegensatz zu *Alopecurus myosuroides* sind für *Apera spica-venti* weder resistente noch sensitive Referenzpopulationen als anerkannte Standards vorhanden. Die Ergebnisse von Resistenzuntersuchungen sind daher zwischen verschiedenen Einrichtungen kaum zu vergleichen. Wir haben drei sensitive Standards von verschiedenen mitteleuropäischen Einrichtungen in ihrer Sensitivität gegenüber Iodosulfuron untersucht. Die Dosis-Wirkungs-Beziehungen von zwei Populationen ergab eine gegenseitige Austauschbarkeit. Eine dritte Population reagierte mit einer großen Varianz in den einzelnen Dosierungen. Möglicherweise ist das in dem Fall auf die heterogene Herkunft des Saatgutes zurückzuführen. Von vier weiteren Testpopulationen liefen nicht genügend Pflanzen für den Biotest auf.

A. spica-venti bildet pro Pflanze sehr viele Samen, von denen je nach den Abreifebedingungen ein sehr hoher Anteil taub und nicht keimfähig sein kann. Im Biotest kann das sehr nachteilig sein, wenn nicht die gewünschte Auflaufrate mit der Testpopulation erzielt werden kann. In einem weiteren Gewächshausversuch wurde das Auflaufverhalten von vier verschiedenen Populationen untersucht. Unabhängig von der Umgebungstemperatur lagen die Auflaufraten zwischen 4 % und 43 %. Eine höhere Auflaufrate ging mit einer kürzeren mittleren Auflaufdauer einher.

Stichwörter: Auflaufrate, Biotest, Herbizidresistenz, sensitiver Standard, Windhalm

Summary

Whole plant bioassays are the most widely used test method for herbicide resistant grass weed populations. In whole plant bioassays, a susceptible standard population is usually included into the test procedure as the basis of resistance classification. Many institutions use their own susceptible standard in *Apera spica-venti* herbicide resistance tests. In contrast to *Alopecurus myosuroides* there are no approved susceptible or resistant standard populations. That is one reason why results of different institutions can hardly be compared with each other. We investigated three susceptible standard populations of Central European institutions. Dose response curves of three populations to iodosulfuron showed that two could be replaced by each other. A third population reacted with high variances between replications because of its heterogeneous origin from different fields and hence populations. Four more test populations emerged too poorly for establishing a bioassay.

Further greenhouse investigations on emergence of four different populations were conducted. There was no difference in emergence between temperatures observed, but between populations. The rates of emergence varied between 4 % and 43 %. The rate of emergence and the mean time for emergence were positively correlated.

Key words: Bioassay, emergency rate, herbicide resistance, loose silky bentgrass, susceptible reference

6.1 Einleitung

Apera spica-venti, eines der häufigsten Ungräser in den Wintergetreidekulturen Mittel- und Osteuropas, konnte sich in den vergangenen Jahren zunehmend ausbreiten (ROLA 1990, SOUKUP et al. 2006, MELANDER et al. 2008). Erfolgt keine Herbizidbehandlung insbesondere bei hohen Pflanzendichten, können beträchtliche Ertragseinbußen die Folge sein (MELANDER et al. 2008). Die relative Vorzüglichkeit des Herbizideinsatzes, die im Wesentlichen in der hohen Wirkungssicherheit begründet ist, wird inzwischen durch die Selektion resistenter Biotypen von *A. spica-venti* gegenüber verschiedenen Wirkstoffen zunehmend herunter gesetzt. Um auf betroffenen Standorten ein geeignetes Antiresistenz-Management ergreifen zu können, ist die Diagnose von resistenten *A. spica venti*-Populationen wichtig.

Die häufigste Methode zum Nachweis der Herbizidresistenz in einer Ungraspopulation ist der seit langem eingesetzte Biotest im Gewächshaus. Eine Methode, die unabhängig vom Resistenzmechanismus eine erste quantitative Einschätzung des Resistenzgrades einer Ungraspopulation ermöglicht, preiswert und in vielen Einrichtungen durchführbar, allerdings auch

platz- und zeitintensiv ist. Zudem zeigten Ringtests, die sowohl gleiche als auch unterschiedliche Methoden miteinander verglichen, dass die Ergebnisse der verschiedenen Institutionen oftmals stark voneinander abweichen (STREIBIG et al. 1995, PETERSEN et al. 2010). Die Ursache liegt in einer Vielzahl von Umweltparametern, die die Biotestergebnisse entscheidend beeinflussen können (NORDMEYER & ZWERGER 2010). Ein weiterer Aspekt, der in den Betrachtungen bislang noch nicht berücksichtigt wurde, ist in der sensitiven Referenz zu sehen. Die Einstufung des Resistenzgrades einer Population erfolgt anhand eines parallel untersuchten sensitiven Standards. Im Gegensatz zu *Alopecurus myosuroides* sind für *A. spica-venti* weder resistente noch sensitive Referenzpopulationen als anerkannte Standards vorhanden. Sie sind institutsspezifisch und das Saatgut der sensitiven Standards beziehen die verschiedenen Versuchsansteller aus unterschiedlichen Quellen: Entweder aus der regelmäßigen Vermehrung einer einmalig auf einem unbehandelten Standort gewonnenen Saatgutprobe oder das Saatgut wird von kommerziellen Saatgutvermehrern bezogen oder es ist eine in der Zusammensetzung variierende Mischung sensitiv getesteter Populationen. Hier kann eine Ursache in der Variabilität der Ergebnisse von Resistenzuntersuchungen zwischen den einzelnen Versuchsanstellern liegen.

Ein erster Schritt in Richtung einer verbesserten Vergleichbarkeit wäre die Einordnung der jeweils verwendeten sensitiven Standards, d.h. die Feststellung wie sensitiv der eingesetzte Standard im Vergleich zu anderen ist. Wir sind mit einem Biotest der Frage nachgegangen, ob und wie sich die sensitiven Standards von sieben mitteleuropäischen Versuchsanstellern in ihrer Reaktion auf Iodosulfuron unterscheiden.

In unseren Untersuchungen war die Etablierung des für die Erstellung der Dosis-Wirkungs-Beziehungen erforderlichen Pflanzenbestandes mit einigen Schwierigkeiten verbunden: Die Mehrzahl der ausgesäten Populationen lief nur sehr spärlich bis gar nicht auf. Ein Problem, das häufig die Anwendung des Biotests erschwert. Zwar bildet *A. spica-venti* pro Pflanze zwischen 1.000 und 16.000 Samen, deren Qualität wird jedoch stark von der Witterung, der Kultur und den Abreifebedingungen beeinflusst (HAGEMEISTER & HEITEFUSS 1988, SOUKUP et al. 2006). Der Anteil der tauben Samen an der Gesamtmenge der produzierten Samen kann mehr als 50 % betragen (HAGEMEISTER & HEITEFUSS 1988). Im Gewächshaus wird in der Regel zwar nur gereinigtes Saatgut eingesetzt, das allein garantiert jedoch keine hohe Auflauftrate. Die niedrigen Auflaufraten sind ein großes Problem in den Untersuchungen resistenzverdächtiger *A. spica-venti*-Populationen. Ganzpflanzenversuche im Gewächshaus können jedoch nur gelingen, wenn eine entsprechende Anzahl von Testpflanzen zur Verfügung steht. Die sehr niedrigen Auflaufraten einiger Referenzpopulationen veranlassten

uns, das Auflaufverhalten von *A. spica-venti* im Gewächshaus näher zu untersuchen, um Hinweise für das Gelingen weiterer Biotests zu erhalten.

6.2 Material und Methoden

6.2.1 Versuch 1: Sensitivitätsstatus der Referenzpopulationen

Für den Vergleich der sensitiven Standards wurde nur Saatgut verwendet, das entweder aus der regelmäßigen Vermehrung einer einmalig auf einem unbehandelten Standort gewonnener Saatgutprobe stammte oder das von kommerziellen Saatgutvermehrern bezogen wurde (**Tabelle 6-1**). In der Zusammensetzung variierende Mischungen wurden nicht berücksichtigt, da das Ergebnis zu sehr eine Momentaufnahme des Sensitivitätsstatus darstellen würde. Die Versuche wurden Ende April bis Anfang Juni 2011 in unseren Gewächshäusern durchgeführt.

Tabelle 6-1: Teilnehmende Einrichtungen, untersuchte Referenzpopulationen und deren Herkunft.

Table 6-1: Participating institutions, susceptible reference populations and their origins.

Einrichtung	Bezeichnung des Standards	Herkunft des Saatgutes
Universität Rostock	Öko Rostock	institutseigene Vermehrung
JKI, Braunschweig	JKI Standard 2007	institutseigene Vermehrung
BASF	Limburger Hof	institutseigene Vermehrung
Universitet Aarhus, Dänemark	Flakkebjerg ID 100	institutseigene Vermehrung
Lfl Bayern, Freising	Herbiseed	Herbiseed
LWK Niedersachsen, Hannover	Appels Wilde Samen	Appels Wilde Samen
Agroscope Schweiz	Marchissy	institutseigene Vermehrung

Das Saatgut wurde vor der Aussaat bei -18 °C für 8 Tage gelagert, um die Keimung und den Aufgang der Pflanzen zu verbessern. Die Aussaat erfolgte in unkrautsamenfreien Ackerboden in 7 * 7 cm Plastiktöpfe. Das Saatgut wurde mit einer 2 mm starken Quarzsandschicht (2 mm Körnung) abgedeckt. Die Bewässerung und Düngung erfolgten nach Bedarf und durch Anstau von unten. Die Pflanzen wurden im Gewächshaus bei 22/16 °C (16/8 h Tag/Nacht) kultiviert. Vor der Herbizidapplikation wurden die Pflanzen auf fünf Exemplare pro Topf vereinzelt. Der Versuch wurde in drei Wiederholungen durchgeführt.

Die Herbizidapplikation erfolgte im 2-Blatt-Stadium (BBCH 12-13) mit Iodosulfuron-Methyl-Natrium (Husar OD, 93,197 g a.i./L, Bayer CropScience) in Mischung mit dem

Additiv Mero (81 % Rapsölmethylester). Zur Bestimmung der Dosis-Wirkungs-Beziehungen wurden ausgehend von der in Deutschland für Winterweizen zugelassenen Aufwandmenge von 0,1 L/ha Iodosulfuron mit 1,0 L/ha Mero sechs Dosierungen (1/32, 1/16, 1/8, 1/4, 1/2, 1) appliziert. Die Kontrollpflanzen wurden mit Leitungswasser behandelt. Das benutzte Wasservolumen betrug 360 L/ha.

Die Applikation erfolgte mit einer stationären Laborspritze mit einer Flachstrahldüse (LU 120-01) bei einem Systemdruck von 4 bar und einer Geschwindigkeit von 0,7 km/h aus 50 cm Höhe (Topfoberkante).

Nach einer Wartezeit (5 Stunden) wurde die Oberfläche jedes behandelten Topfes mit destilliertem Wasser benetzt, um das Eindringen des Herbizids in den Boden zu gewährleisten und die volle Wirksamkeit zu ermöglichen. 21 Tage nach der Herbizidapplikation wurde die oberirdische Biomasse geerntet und die Frischmasse pro Pflanze bestimmt.

6.2.2 Versuch 2: Auflaufversuche im Gewächshaus

Die Auflaufversuche wurden mit vier weiteren Populationen durchgeführt. Neben dem institutseigenen sensitiven Standard (Population 1, entspricht Öko Rostock in Versuch 1) wurden drei Populationen aus Niedersachsen untersucht. Eine Population (Population 2) stammte von einem ökologisch, die weiteren Populationen (Population 3 und 4) von konventionell bewirtschafteten Standorten mit Verdacht auf Herbizidresistenz. Population 3 wurde von uns aus einer Bodenprobe im Gewächshaus nachgezogen; die Population 4 stammt aus gesammelten Samen. In einem Vorversuch zeigten sich die beiden letztgenannten Populationen resistent gegenüber Isoproturon, wohingegen die Populationen 1 und 2 sensitiv reagierten.

Das Saatgut wurde vor der Aussaat bei -18 °C für 8 Tage gelagert. Die Aussaat erfolgte entsprechend dem Auflaufverhalten in vorherigen Resistenzuntersuchungen der Populationen mit 15 Samen pro Topf (Populationen 1, 3 und 4) oder 20 Samen pro Topf (Population 2) in unkrautsamenfreien Ackerboden. Das Saatgut wurde mit einer 2 mm starken Quarzsandschicht (2 mm Körnung) abgedeckt. Die Bewässerung und Düngung erfolgten nach Bedarf und durch Anstau von unten. Die Töpfe wurden in zwei unterschiedlich temperierten Gewächshauskabinen (18/10 °C bzw. 23/15 °C, 16/8 h Tag/Nacht) kultiviert und der Aufgang der Sämlinge wurde über 16 Tage täglich beobachtet. Der Versuch wurde mit den Populationen 1 und 2 in jeweils 28-facher, der Versuch mit den Populationen 3 und 4 in jeweils 25-facher Wiederholung durchgeführt.

6.2.3 Statistische Analyse

Die statistische Auswertung erfolgte mit R (Version 2.9.2) (R development core team 2010). Für die graphischen Darstellungen wurde das Paket lattice, für die Analyse der Dosis-Wirkungs-Kurven das Paket drc verwendet.

6.3 Ergebnisse

6.3.1 Versuch 1: Sensitivitätsstatus der Referenzpopulationen

Das Saatgut des überwiegenden Teils der Referenzpopulationen lief sehr lückig bis gar nicht auf. Nur für die Populationen Limburger Hof, Flakkebjerg ID 100 sowie Appels Wilde Samen konnten daher Dosis-Wirkungs-Beziehungen ermittelt werden.

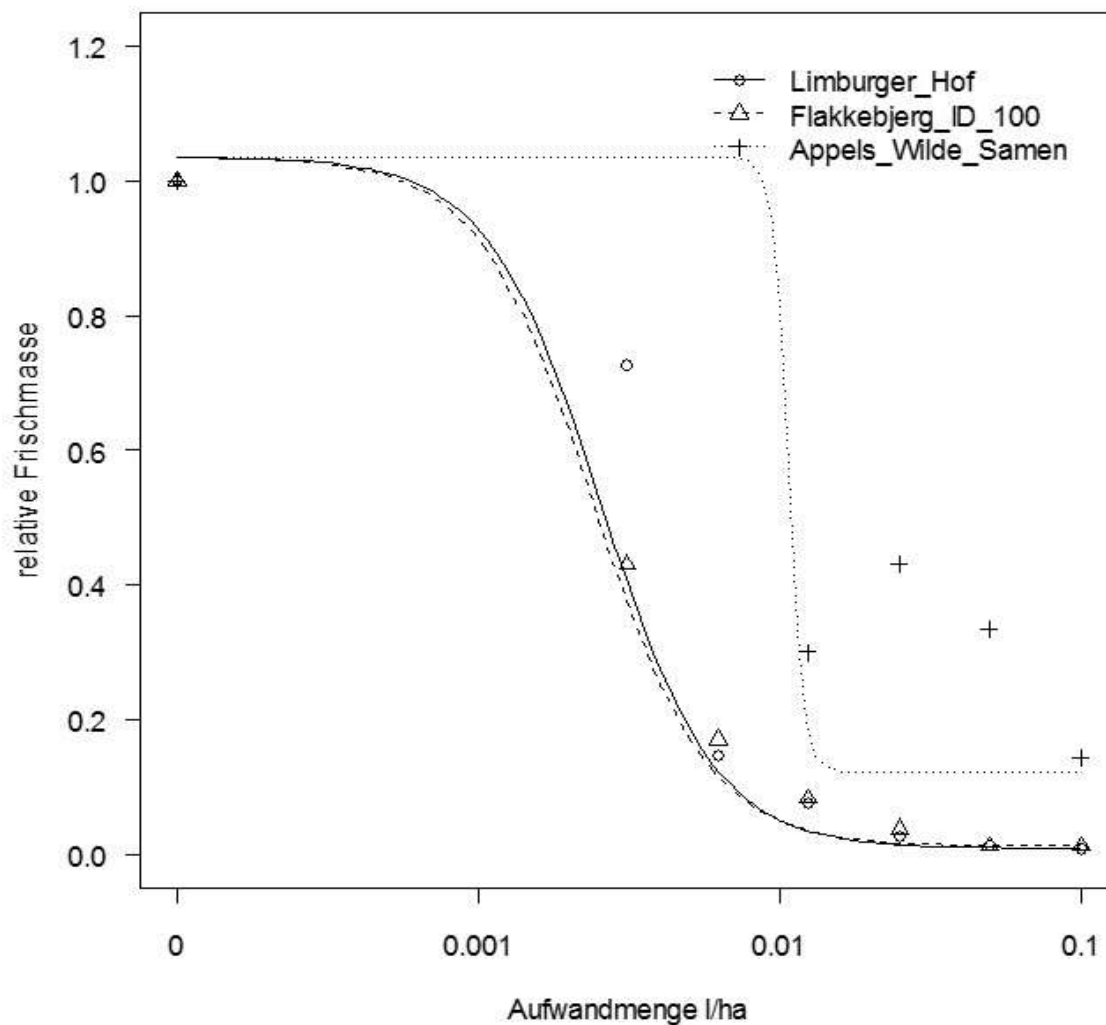


Abbildung 6-1: Dosis-Wirkungs-Beziehung der drei mit Iodosulfuron behandelten sensitiven Standards.

Figure 6-1: Dose-response of all three tested susceptible reference origins.

Die beiden Referenzpopulationen Limburger Hof und Flakkebjerg ID 100 unterschieden sich kaum in ihrer Reaktion auf Husar OD (**Abbildung 6-1**). Die Kurven verlaufen nahezu parallel. Die ED₅₀-Werte für die Populationen Limburger Hof (0,003, SE 0,0005) und Flakkebjerg ID 100 (0,002, SE 0,0006) waren nahezu gleich. Für die Population Appels Wilde Samen beträgt der ED₅₀ 0,011 (SE 0,0175). Die gewählten Aufwandmengen decken sehr gut den Wirkungsbereich zwischen 80 % und 100 % Wirksamkeit ab. Um eine 90 %ige Reduktion der oberirdischen Frischmasse zu erzielen, müssen für die Populationen Limburger Hof und Flakkebjerg ID 100 0,007 L/ha (SE 0,0008) bzw. 0,006 L/ha (SE 0,0008) Husar OD aufgewendet werden. Für die Population Appels Wilde Samen ist mit 0,012 L/ha (SE 0,0035) hingegen die doppelte Wirkstoffmenge notwendig.

6.3.2 Versuch 2: Auflaufversuche im Gewächshaus

Die Auflaufraten an den beiden unterschiedlich temperierten Standorten unterschieden sich kaum. Die Ergebnisse wurden daher zusammengefasst. Die höchsten Auflaufraten wurden bei den Populationen 4 und 3 (43 % und 29 %) beobachtet (**Abbildung 5-2**). Diese Pflanzen entwickelten sich auch schneller als die der anderen beiden Populationen. 95 % der Sämlinge der Populationen 1, 3 und 4 waren nach etwa 10 Tagen etabliert. Von Population 2 liefen nur 4 % der ausgesäten Samen auf, wofür der gesamte Testzeitraum von 16 Tagen notwendig war.

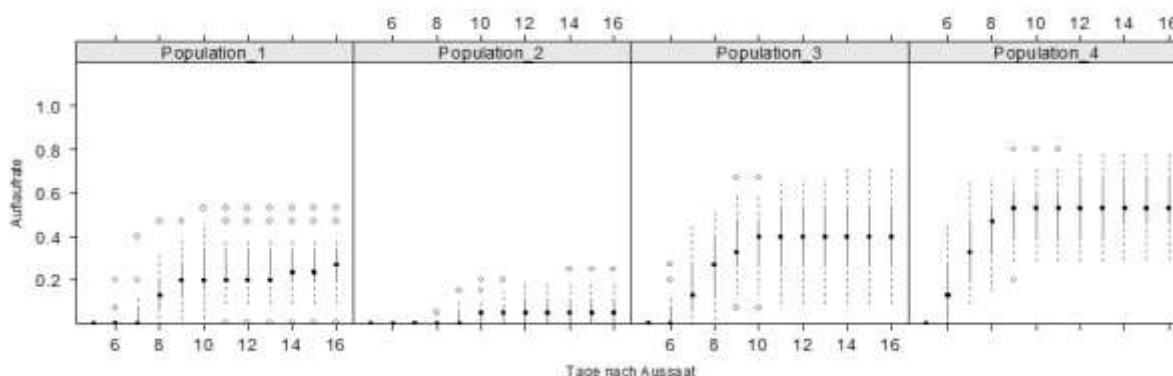


Abbildung 6-2: Kumulierter Auflauf der vier geprüften Populationen. Dargestellt ist die gesamte Spannweite in Form von Boxplots: der Median (schwarzer Punkt), die Box mit 50% der Werte (durchgezogene Linie), die oberen und unteren Antennen (gestrichelte Linie) sowie die Ausreißer (offene Kreise).

Populationen 1 und 2: n=28, Populationen 3 und 4: n=25

Populationen 1, 3 und 4: 15 Samen/Topf, Population 2: 20 Samen/Topf.

Figure 6-2: Cumulated emergence of four different A. spica-venti populations. Shown is overall range as boxplots (black point), box with 50 % of all values (drawn line), upper and lower whiskers (dashed line) and outliers (open circle). Population 1 and 2: n =28, Population 3 and 4: n = 25. Populations 1, 3 and 4: 15 seeds/pot, Population 2: 20 seeds/pot.

6.4 Diskussion

Eine Vereinheitlichung der Biotestmethoden zum Nachweis quantitativer Herbizidresistenzen in Ungraspopulationen wurde von NORDMEYER & ZWARGER (2010) angeregt. Neben einer Vielzahl umweltbedingter Parameter, die die Versuchsergebnisse entscheidend beeinflussen können, liegt ein weiterer Unsicherheitsfaktor in dem eingesetzten sensitiven Standard, der als Referenzpopulation die Basis für die Einordnung des Resistenzstatus der getesteten Population dient. In der hier vorgestellten Untersuchung wurden erstmals die sensitiven *A. spica-venti* Standards von sieben mitteleuropäischen Versuchsanstellern direkt miteinander in Dosis-Wirkungs-Beziehungen gegen Iodosulfuron verglichen. Von den drei untersuchten Referenzpopulationen unterschieden sich zwei (Limburger Hof, Flakkebjerg ID 100) nicht signifikant in ihrer Reaktion auf die Applikation von Iodosulfuron. Die ED₅₀- und ED₉₀-Werte beider Populationen waren nahezu gleich. Resistenzuntersuchungen mit diesen Standards sind somit miteinander vergleichbar. Die dritte Referenzpopulation (Appels Wilde Samen) reagierte mit großen Varianzen zwischen den Wiederholungen, was einen direkten Vergleich mit den zuvor genannten erschwert. Die Ursache der Varianzen ist möglicherweise in der Herkunft des Saatgutes zu sehen: Es handelt sich um eine Mischung verschiedener Populationen von diversen Standorten im Umfeld des Saatgutvertreibers. Das Saatgut der beiden anderen Populationen stammte jeweils aus institutseigenen Nachzuchten.

Dass die Auflaufraten in dieser Untersuchung deutlich unter den Erwartungen blieben, ist in diesem konkreten Fall wahrscheinlich den schon im April und Mai sehr hohen Temperaturen und der geringen Luftfeuchtigkeit (unter 30 %) im Gewächshaus geschuldet. *A. spica-venti* zeigte in Versuchen anderer Autoren die höchsten Keimraten bei hohen Bodenfeuchtegehalten (WALLGREN & AAMISEPP 1977). In unserer Untersuchung liefen zudem die Populationen sehr gut auf, deren Saatgut optisch den Eindruck erzeugte, sehr gut gereinigt zu sein. Die eher leichten Partikel wie Spelzen und kleine Samen waren aus den Proben entfernt, so dass nur noch Samen mit einem höheren Tausendkorngewicht in dem Saatgut verblieben, das zur Aussaat gelangt ist. In früheren Untersuchungen zeigte sich, dass das Tausendkorngewicht der Samen von *A. spica-venti* mit der Keimrate positiv korreliert ist (eigene Daten, unveröff.).

Die Temperatur des Standortes (kälter oder wärmer) spielte für das Auflaufverhalten der weiteren vier untersuchten *A. spica-venti*-Populationen wie in den Untersuchungen von (ANDERSSON & AKERBLOM ESPEBY 2009) keine Rolle. Zwei Populationen von konventionell bewirtschafteten Standorten, die in vorherigen Untersuchungen als resistent gegenüber Isoproturon eingestuft wurden, liefen signifikant schneller und stärker als die beiden anderen

auf. Möglicherweise selektieren Herbizidbehandlungen zunächst die schnell keimenden und auflaufenden Pflanzen, die eine Herbizidbehandlung dadurch tolerieren können, dass sie zum Zeitpunkt der Applikation bereits einen Wachstumsvorsprung haben. Die beiden anderen, langsam und spärlich auflaufenden Populationen hingegen stammten von ökologisch bewirtschafteten Flächen und zeigten sich in unseren Untersuchungen sensitiv gegenüber Isoproturon. Diese Ergebnisse decken sich mit den Beobachtungen von GERHARDS & MASSA (2011), die einen schnelleren Auflauf und höhere Auflaufraten bei ALS-resistenten *A. spica-venti*-Populationen feststellten.

Monitorings zum Resistenzstatus diverser Ungraspopulationen werden in den nächsten Jahren weiter zunehmen. Wie in Ringtests gezeigt wurde, erfolgt die Bewertung des Resistenzgrades durch die verschiedenen Versuchsansteller aufgrund der unterschiedlichen Biotestverfahren nicht immer einheitlich (PETERSEN et al. 2010). Mit einer Vereinheitlichung der Methoden, wie sie von NORDMEYER & ZWERGER (2010) angeregt wurde, ist in nächster Zukunft nicht zu rechnen. Ein erster Schritt, die Ergebnisse diverser *A. spica-venti*-Monitorings vergleichbar zu machen, wäre die Verwendung desselben Standards aller Versuchsansteller. Unsere vergleichende Untersuchung dreier Referenzpopulationen sollte Anregung sein, in einem Ringtest die Dosis-Wirkungs-Beziehungen aller sensitiven Standards auch für weitere Herbizide abzugleichen.

6. 5 Literatur

- Andersson, L. & Åkerblom Espeby, L. (2009). Variation in seed dormancy and light sensitivity in *Alopecurus myosuroides* and *Apera spica-venti*. *Weed Research*, 49, 261–270.
- Gerhards, R. & Massa, D. (2011). Two-year investigations on herbicide-resistant silky bent grass (*Apera spica-venti* L. Beauv.) populations in winter wheat — population dynamics, yield losses, control efficacy and introgression into sensitive population. *Gesunde Pflanzen*, 63, 75–82.
- Hagemeister, H. & Heitefuss, R. (1988). Ein Beitrag zur Populationsdynamik und Samenbildung von Windhalm, *Apera spica-venti*. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Sonderheft XI*, 83–89.
- Melander, B., Holst, N., Jensen, P. K., Hansen, E. M. & Olesen, J. E. (2008). *Apera spica-venti* population dynamics and impact on crop yield as affected by tillage, crop rotation, location and herbicide programmes. *Weed Research*, 48, 48–57.

- Nordmeyer, H. & Zwerger, P. (2010). Erfassung von Herbizidresistenzen bei Ungräsern im Biotest. *Journal für Kulturpflanzen*, 62, 376–382.
- Petersen, J., Gehring, K., Gerowitt, B., Menne, H. & Nordmeyer, H. (2010). Ergebnisse eines Ringtests zur Feststellung der Herbizidresistenz beim Ackerfuchsschwanz. *Julius-Kühn-Archiv*, 428, 275–276.
- R development core team (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rola, J. (1990). Dynamik von Unkrautpopulationen auf leichten Böden in Polen. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Sonderheft XII*, 97–100.
- Soukup, J., Nováková, K., Hamouz, P. & Námestek, J. (2006). Ecology of silky bent grass (*Apera spica-venti* (L.) Beauv.), its importance and control in the Czech Republic. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Special issue XX*, 73–80.
- Streibig, J. C., Walker, A., Blair, A. M., Anderson-Taylor, G., Eagle, D. J., Friedländer, H., Hacker, E., Iwanzik, W., Kudsk, P., Labhardt, C., Luscombe, B. M., Madafiglio, G., Nel, P. C., Pestemer, W., Rahman, A., Retzlaff, G., Rola, J., Stefanovic, L., Straathof, H. J. M. & Thies, E. P. (1995). Variability of bioassays with metsulfuron-methyl in soil. *Weed Research*, 35, 215–224.
- Wallgren, B. E. & Aamissepp, A. (1977). Biology and control of *Alopecurus myosuroides* Huds. and *Apera spica-venti* L. *Proc. EWRS Symposium on the different Methods of Weed Control and their Integrations* (pp. 229–241). Uppsala.

7 Approaches to early detection of herbicide resistance in *Apera spica-venti* regarding intra- and inter-field situations

Andrea Schulz, Solvejg K. Mathiassen & Friederike de Mol

Journal of Plant Diseases and Protection, 121 (3), 138–148, 2014.

Abstract

Herbicides are still the most effective way of weed control. Evolved resistance to herbicides may become a serious and escalating problem in crop production systems worldwide. The challenge in avoiding the dissemination of resistant populations is an early exploration of resistance. Our study aimed at answering the questions: (1) Can the intra-field distribution of an *Apera spica-venti* population be used to indicate the first steps in the evolution of resistance? (2) Is the selection of field populations based on casual observations of farmers an approach to get a reasonable overview on the resistance status of field populations in monitoring? To answer these questions an intra-field study of one population in Germany and the results of a two years monitoring in north-eastern Germany regarding the actual resistance status of *A. spica-venti* were used. Dose-response bioassays with isoproturon showed considerable differences in the susceptibility of samples collected within the same field. Herbicide efficacy was not plant density-dependent, but it was related to spatial plant distribution depending on the processing direction in the field. The inter-field situation survey confirmed resistance to at least one herbicide in 15 out of 38 populations. The occurrence of resistance was associated with a mixed tillage system (ploughing and not-ploughing in alternation) and normal winter wheat sowing dates. Fourteen farmers were correct in their assumptions regarding absence of herbicide resistance in their fields. However, resistance was only confirmed in 56% of the fields in which farmers suspected resistance indicating that poor herbicide performance can be caused by other reasons as for example poor environmental conditions.

Key words: farmer's awareness, loose silky bentgrass, management practices, silky windgrass, spatial heterogeneity

7.1 Introduction

In conventional agriculture weed control is highly reliant on herbicides. Intensive herbicide use in combination with the high adaptability potential of weeds has resulted in resistant biotypes worldwide (Heap 2013). Among these, grass weed species contribute many prominent examples like *Lolium rigidum* or *Alopecurus myosuroides*, *Apera spica-venti* is one of the most abundant grass weeds in agricultural fields in northern, central and eastern Europe (ANDREASEN & STRYHN 2008, MELANDER et al. 2008). In Germany several herbicides belonging to different chemical families and modes of action are available for both, pre-emergence and post-emergence control of *A. spica-venti*. Since the evolution of resistance, herbicides have become a ‘two edged sword’ (GRESSEL 2002, KUDSK & STREIBIG 2003): In fact, high herbicide rates are supposed to favour the evolution of target-site resistance, whereas low rates may hasten the evolution of non-targetsite resistance (MOSS 2002, POWLES & YU 2010, MANALIL et al. 2011).

High herbicide doses cause high weed mortality. If a plant survives a high dose this could be caused by a mutation in the gene encoding the herbicide target enzyme. Therefore, high doses typically select for rare major gene inheriting dominant target site resistance (GARDNER et al. 1998). Several target-site gene mutations in different weed species have been identified by PCR. Molecular genetic analysis by MASSA et al. (2011) has revealed four amino-acid substitutions in the acetolactate synthase (ALS) gene across a range of *A. spica-venti* populations. If a population has evolved targetsite resistance, it can still be controlled by herbicides with other modes of action (PRESTON 2004, HAMOUZOVÁ et al. 2011).

In contrast, non-target-site resistance is endowed by any mechanism not belonging to target-site resistance. Our current understanding of non-target-site based resistance is still very limited and the molecular genetic basis is largely unknown (DÉLYE et al. 2011). Resistance evolves as a slow shift in the dose-response, like a creeping process which is characterised by a small increase in the mean resistance level in each subsequent generation. This process may select for all possible resistance-endowing genes and hasten the evolution of non-target-site resistance (MCKENZIE 2000). Especially cross-pollinated species like *A. spica-venti* are able to accumulate resistance traits (JASIENIUK et al. 1996). Nontarget-site resistance is becoming more widespread among weed species and is generally considered to be a complicated issue (POWLES & YU 2010). Non-target-site resistance is unpredictable and can confer resistance to herbicides with various modes of action (DÉLYE 2013) including herbicides not yet marketed

(BUSI et al. 2012). In contrast to target-site resistance no pre-application diagnosis test is available, because most non-target-site mechanisms are still unravelled (BURGOS et al. 2013). A basis for herbicides resistance risk assessment is the ‘Resistance risk analysis’ developed by the European and Mediterranean Plant Protection Organisation (EPPO) (OEPP/EPPO 2003). The analysis includes an evaluation of both the inherent properties of the herbicide and target weed species, and the agronomic risk. Important properties of the herbicide in regards to resistance are persistence, mode of action (single or multiple) and ease of metabolism. The biology of the weed species comprises aspects like the pollination system (cross-pollinated plants can more rapidly share and accumulate resistance genes), the genetic variability, the seed production capacity, seed longevity in the soil seed bank and fitness. The agronomic risk comprises aspects like crop rotation, soil cultivation and the sowing time.

A. spica-venti is considered as a high-risk grass weed in Europe (MAYOR & MAILLARD 1997, NOVÁKOVÁ et al. 2006, AUGUSTIN 2010). The characteristics of the species comprise an ideal basis for the evolution of herbicide resistance. The species

- is characterized by cross-pollination and a high genetic variability between and within populations (WARWICK et al. 1987)
- produces up to 12 000 seeds per plant which are viable in the soil up to four years (KOCH & HURLE 1978)
- is widely distributed and still spreading in central, eastern and northern Europe as well as in northern America (NORTHAM & CALLIHAN 1992, SOUKUP et al. 2006, MELANDER et al. 2008)
- occurs predominantly in arable fields with light-textured soils (ROLA 1990)
- germinates mainly in late summer and autumn, with a peak in late September and early October (WALLGREN & AVHOLM 1978). In mild winters germination can continue until spring (KAMPE 1975). Therefore *A. spica-venti* is mainly found in winter-sown crops but occasionally also in spring-sown crops.

The species causes high infestations, especially in winter wheat and winter barley. It benefits from narrow crop rotations with a high percentage of winter cereals, non-inversion tillage and early sowing (PALLUTT 1999, MELANDER et al. 2013). Competitiveness of the species is often underestimated, since it can cause grain yield reduction up to 30% (MELANDER 1995).

Little is known about the area in Europe infested with herbicide-resistant *A. spica-venti*. Appropriate monitoring is scarce (MASSA & GERHARDS 2011). Resistant *A. spica-venti* biotypes are supposed to be limited to single fields or farms. In monitoring, sites are generally sampled where farmers suspect or are aware of resistant populations. In other words: Sampling is empirically driven by farmers and advisors observation rather than by the actual

weed infestation and an analysis of management and herbicide use history. In addition, field sampling may be compromised by varying plant densities. Should one sample in the areas of dense patches or rather focus on single plants? This has led us to the questions (1) Can the intra-field distribution of an *A. spica-venti* population be used to indicate the first steps in the evolution of resistance? (2) Is the selection of field populations based on casual observations of farmers a good way to get a reasonable overview on the frequency of resistant populations in monitoring? To answer the first question an intra-field study of one population in central Germany was conducted. To explore if the farmer's suspicions and the field management practices could be used in the detection of early stages of non-target-site resistance, the results of a two years monitoring in northern and eastern states of Germany (German "Laender") regarding their actual resistance status were used.

7.2 Materials and methods

We conducted two different and independent studies. In the 'intra-field situation' we tried to examine spatial differences of a selected *A. spica-venti* field population in the response to isoproturon. In the 'inter-field situation' a large scale survey in north-eastern Germany was conducted to investigate the resistance status of different populations.

7.2.1 The intra-field situation: Distribution of resistant and susceptible plants

7.2.1.1 Plant material

Apera spica-venti seeds were collected in summer 2007 in a winter wheat field. The farmer reported unsatisfactory herbicide performance after more than 10-year use of isoproturon in a winter wheat-corn rotation. After a switch to iodosulfuron, a declining effect occurred after three years.

The sampled field with a size of 13.6 ha is situated in southern Niedersachsen in Germany (signed as a black point in Fig. 1; 51°27'3.65" N, 9°38'13.06" E). The field is bordered on the south by a road and in the north by a river, which flows around the field to the east. Between the eastern edge of the field and the river, the farmyard is located.

A. spica-venti panicles were heterogeneously distributed in the field (**Figure 7-1**). The density increased from west to east. Three density categories were recorded: 1) the western part with single plants, 2) the centre with loose patches with low densities, 3) the eastern part with high density patches. In each category at four points in a north-south line seed samples were taken

from several panicles at maturity. Three more samples were taken from high dense patches in the eastern adjacent headland in the same way. A total of 15 field samples were available for the bioassays. Seeds were threshed, cleaned and stored in paper bags at room temperature from August until November 2007.

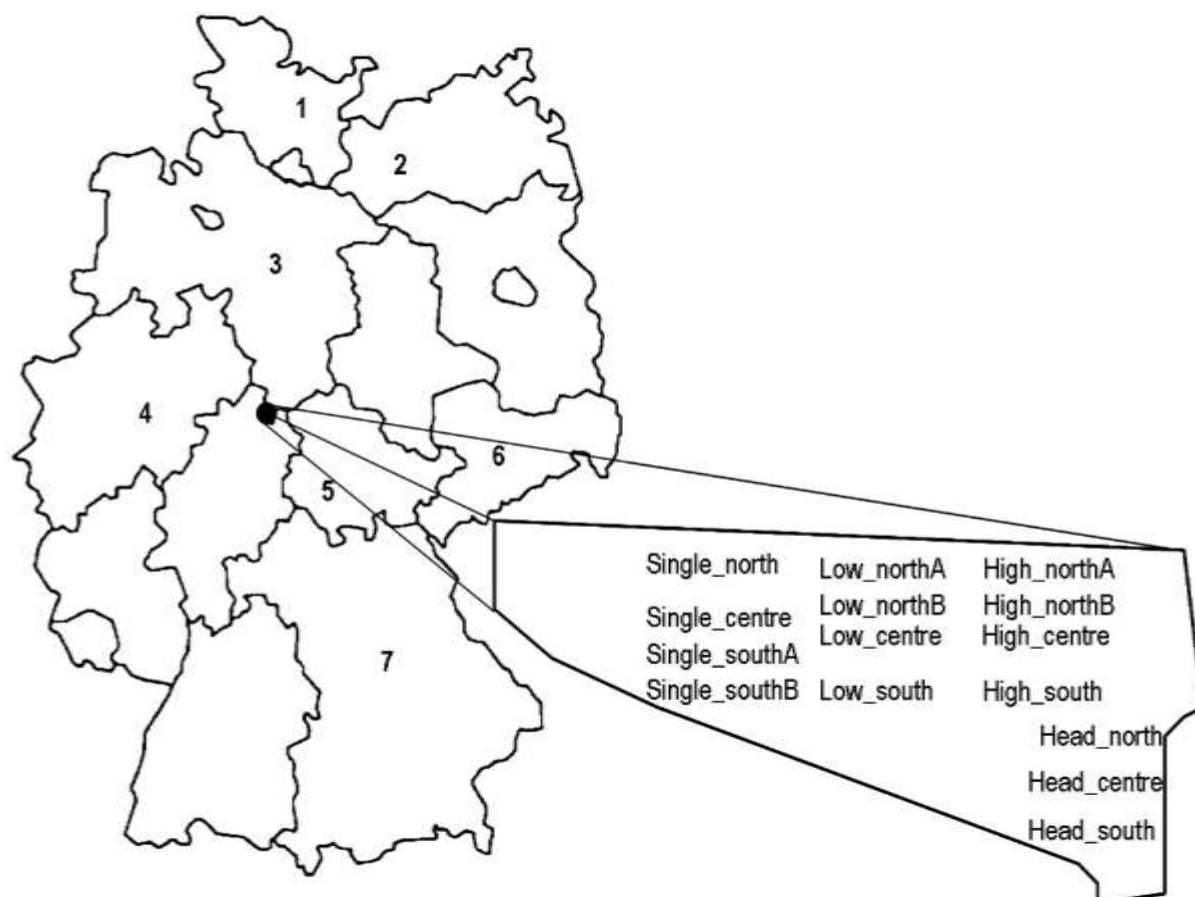


Figure 7-1: Geographical locations of samples across Germany.

The black point indicates the position of the more intensive examined field. The enlarged figure positioned in this point shows the field shape, sample labels and sample positions within the field. Numbers indicate German Laender: 1 – Schleswig-Holstein (SH), 2 – Mecklenburg-Vorpommern (MVP), 3 – Niedersachsen (NDS), 4 – Nordrhein-Westfalen (NRW), 5 – Thuringen (TH), 6 – Sachsen (SN), 7 – Bayern (BY).

7.2.1.2 Dose-response experiments

The experiments were conducted at Aarhus University, Research Centre Flakkebjerg, Denmark.

A. spica-venti was grown in 1 l pots in a sandy loam soil. The pots were placed on a gravimetric watering table in a glasshouse and a nutrient solution was applied to a pre-set weight of pots twice daily. The temperature was kept at 16°C during the day and 12°C during the night with a 16 h photoperiod. Since seedling emergence was poor, the number of

seedling per pot was counted just before herbicide application. The number of seedlings varied from 4 to 11 plants per pot. A susceptible population (REFER_SensD) was included as a reference in the experiment. This population was sampled in summer 2006 in a field managed with organic farming for more than 20 years. Seeds were propagated and the herbicide susceptibility was tested.

The dose-response experiment comprised seven different doses of isoproturon (Arelon Top®, 500 g ai l⁻¹, SC, Bayer CropScience Germany, Frankfurt, Germany) covering the whole range of response (25, 45, 95, 190, 375, 1 000 and 2 000 g ai ha⁻¹). The normal isoproturon field rate in Germany is 1 500 g ai ha⁻¹. The herbicide was applied at the 2 to 3-leaf stage (BBCH 12-13) using a laboratory pot sprayer with Hardi ISO-F-015-nozzles. The nozzles operated at a pressure of 300 kPa and delivered a volume rate of 150 l ha⁻¹. To maximize the soil activity and ensure an even distribution of isoproturon in the soil 25 ml deionized water was applied to the soil surface six hours after application.

The experimental design was a completely randomized design with three replication of each treatment. After 21 days the plants were harvested and dry weight was recorded.

7.2.1.3 Statistical analyses

Dry weight of plants was used to analyze the biomass response to isoproturon using nonlinear regression for logistic dose-response models, as described by SEEFELDT et al. (1995). The four parameter log-logistic equation was used to describe the relationship between herbicide dose and biomass:

$$Y = c + \frac{d - c}{1 + \exp(b(\log x - \log ED_{50}))} \quad [1]$$

where Y is the dry weight, d and c are the upper and lower asymptotes at zero and very high doses, x is the herbicide dose, ED_{50} is the dose resulting in a 50% reduction in plant biomass and b is the relative slope of the curve half-way between the upper and lower limit, which happens to be the point of inflection. Non-linear regression models were separately fitted for the 15 field samples (3 density categories) and the susceptible standard in the experiment.

The assumption that logistic dose-response curves could be fitted to the data was assessed by graphical analyses of the distribution of residuals and a test for lack-of-fit comparing the residual sum of squares of an analysis of variance and the non-linear regression. In most samples the lower limit c did not differ significantly from zero, and Equation (1) could be reduced to the three parameter log-logistic equation. This was also assessed by graphical

analyses of the residuals distribution and a test for lack-of-fit. There were four exceptions (Head_south, High_south, Single_centre and Single_southB) which could not be reduced because the *c*-parameter did differ significantly from zero (**Table 7-2**).

The dose response relationships were analyzed using the R language and environment (R CORE TEAM 2013) with the package drc (RITZ & STREIBIG 2005).

7.2.2 The inter-field situation: Survey in north-eastern Germany

7.2.2.1 Seed sampling

Two surveys of herbicide resistance status throughout northern and eastern Germany were conducted during the summers 2007 and 2009. Farmers and advisors were consulted for sites on which *A. spica-venti* populations were unsatisfactorily controlled by herbicides for several years. Seeds were collected by local advisors according to a common protocol. The protocol advised to collect *A. spica-venti* seeds at maturity on at least three locations in the field with high panicle densities over at least 100 m across two to three lanes. Untreated areas were let out. The three seed samples from each field were bulked. Seeds were threshed, cleaned and stored in paper bags until the use in experiments.

Seed samples were sent mainly from four German states (Laender): Schleswig-Holstein, Niedersachsen, Mecklenburg-Vorpommern and Thuringen with eight, nine, seven and nine samples, respectively. Furthermore, we tested three samples from Nordrhein-Westfalen and one sample from Sachsen and Bayern, respectively.

Sampling occurred at maturity in winter wheat fields and one winter rye field (sample NDS_2007_2). Samples were taken in *A. spica-venti* field populations that were assessed by the farmers as both putative resistant (16 fields) and susceptible (18 fields). For four fields there was no reply on expected resistance status of the field.

7.2.2.2 Site conditions

Additional information about the fields was obtained from a questionnaire. This information included a) the location (postal address, state) and field size, b) actual grown crop and crop rotation, c) herbicides and dosages applied in the actual crop and d) mainly applied herbicides in the last 10 years, e) soil tillage, f) in general preferred sowing date of winter wheat (not only in the actual crop) (early – before 20th September, normal – between 20th September and 15th October, late – after 15th October) and finally g) if the farmer suspected or was aware of herbicide resistant *A. spica-venti* in the field.

Table 7-1: Herbicides and dosages tested in the two surveys.

Mode of action ^a	Active ingredient (ai)	Amount ai (g ai L ⁻¹)	Trade name [®] and product source	Applied dose (g ai ha ⁻¹)	Tested in	
					2007	2009
ACC-ase	Clodinafop	89.1	Topik 100 [®] , EC, Syngenta Germany, Maintal, Germany	60	x	x
ALS	Flupyr-sulfuron	492.97 ^b	Lexus [®] , WG, DuPont de Nemours, Neu-Isenburg, Germany	10	x	-
ALS	Iodosulfuron	93.2	Husar OD ^{®c} , OD, Bayer CropScience Germany, Frankfurt, Germany	10	-	x
PS II	Chlorotoluron	700	Toluron 700 SC [®] , SC, Makhteshim-Agan, Cologne, Germany	2100	x	x
PS II	Isoproturon	500	Protugan [®] , SC, Makhteshim-Agan, Cologne, Germany	1500	x	x

^aACCCase – Acetyl coenzyme A carboxylase, ALS – acetolactate synthase, PS II – Photosystem II

^bg ai kg⁻¹

^cSurfactant: rapeseed oil methyl-ester 100 g ai ha⁻¹

7.2.2.3 Whole-plant bioassays

Whole plant bioassays were conducted with altogether 38 populations in the glasshouse from autumn to spring in 2007/2008 (13 populations) and in 2009/2010 (25 populations) at the University of Rostock (**Table 7-2**).

A. spica-venti was grown in 0.3 l pots in a sandy loam soil (1.7 percent organic matter content, pH 6.8). Plants were daily controlled and bottom watered if the soil surface was dry. Every week a nutrient solution was applied. Growing conditions comprised 22/16°C (16/8 h) and a 16 h photoperiod at 12 500 lux. After emergence the pots were thinned to seven plants per pot in 2007 and five plants per pot in 2009.

The herbicide application was carried out at the 2 to 3-leaf stage (BBCH 12-13). The efficacy of an ACCase-inhibitor (clodinafop), two PSII-inhibitors (isoproturon and chlorotoluron) and an ALS-inhibiting sulfonylurea (flupyr-sulfuron or iodosulfuron) were examined (**Table 7-1**). Clodinafop is not registered for control of *A. spica-venti* in Germany but is widely used for control of *A. myosuroides*. It was included in the study in order to give an impression of possible cross resistance patterns (NIEMANN 2000).

The herbicides were applied as the commercial formulations with the recommended adjuvants. In each herbicide treatment the maximum recommended dose for control of *A. spica-venti* in winter wheat was applied using a laboratory pot sprayer delivering a volume

rate of 380 l ha⁻¹. The nozzles operated at a pressure of 400 kPa and a speed of 0.7 km h⁻¹. The distance between nozzles and plants was 50 cm.

In order to ensure an even distribution of herbicide in the soil and to maximise the soil activity of the herbicides 25 ml deionized water was dispersed at the soil surface six hours after application. Each treatment was replicated three times. Due to the poor seedling emergence of three populations collected in 2009 in Thuringen and Nordrhein-Westfalen, some herbicides were skipped.

The plants were harvested 35 (in 2007) or 21 (in 2009) days after spraying and the fresh weight was recorded. The same susceptible standard (REFER_SensD) like in the intrafield situation experiments was included in each bioassay.

7.2.2.4 Data analyses

The herbicide efficacy was estimated on the fresh weight reduction compared to the untreated control. Populations were assessed according to the four-category ‘R-rating’ system described by Moss et al. (2007). The four categories are ‘S’ = susceptible; ‘R?’ = early indications that resistance may be developing and possibly reducing herbicide performance; ‘RR’ = resistance confirmed and probably reducing herbicide performance; ‘RRR’ = resistance confirmed with high likelihood of reduced herbicide performance.

A Chi-squared (χ^2) contingency table test was performed to analyze the linkage of resistant and susceptible populations with both, the management of the sampled fields and the farmer’s awareness of herbicide resistance. When one or more of the expected frequencies was less than 4 the Fisher’s Exact Test for Count Data was performed.

The data were analyzed using the R language and environment (R CORE TEAM 2013).

7.3 Results

7.3.1 The intra-field situation: Distribution of resistant and susceptible plants

Dose-response bioassays with isoproturon revealed large differences in the herbicide susceptibility of samples within the field. Compared to the reference, the ED₅₀ estimates were four to 16 times as high. The ED₅₀ estimates ranged from 177 (95% CI: 67–287, High_south) to 814 (95% CI: 341–1287, Single_north) within the field (Fig. 2, Table 2). The wide confidence interval estimated for the latter sample was caused by a low response to 90 g ai ha⁻¹ isoproturon, which is in the section where the dose response curve starts to decrease.

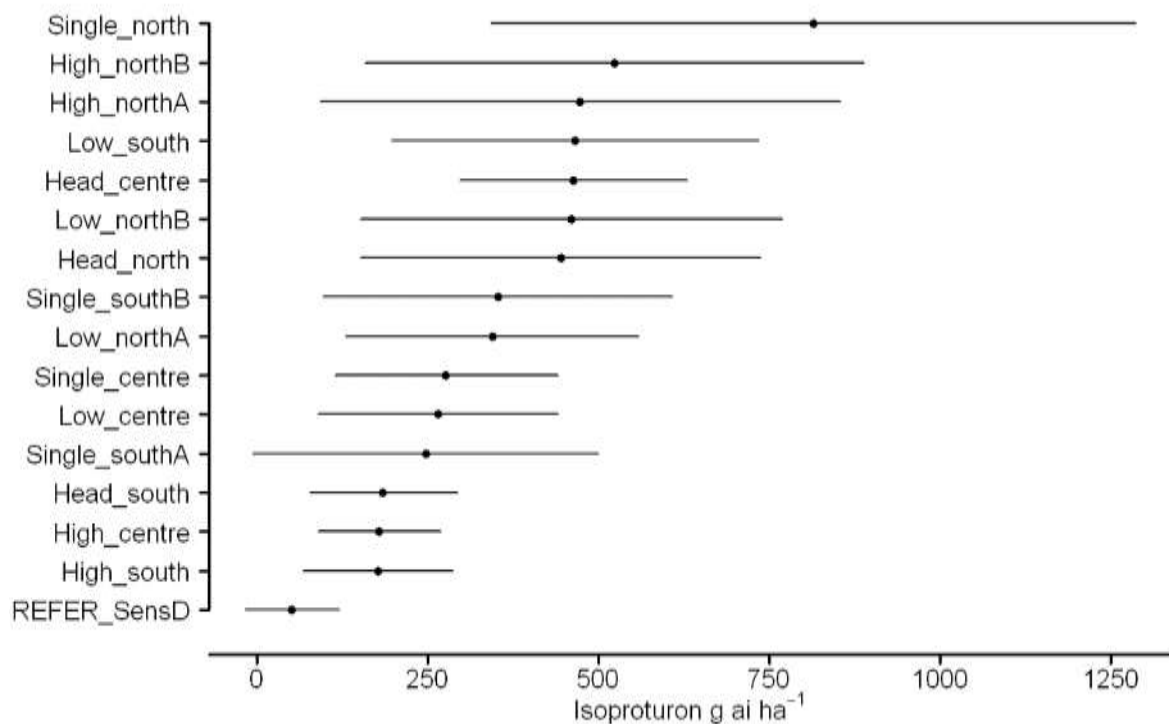


Figure 7-2: Isoproturon ED₅₀ estimates (points) with 95% confidence intervals (bars).

See Figure 6-1 for sample labels in the field study. 'REFER_SensD' = susceptible reference population.

With one exception, the samples that have been taken in the northern part of the field have higher ED₅₀ estimates than the susceptible reference population. Conversely, the ED₅₀ estimates of the samples from the central and southern part of the field did not differ from the reference. The north-south orientation had a considerable effect on the ED₅₀ estimates. The north-south orientation was not linked to a change in plant density. However, the plant density increased from west to east. Although, the highest ED₅₀ estimate was found in a sample taken in the western part of the field from a single plant (Single_north 814, 95% CI: 341–1287), in our investigation this was rather the exception. There was no continuous ED₅₀ estimate transition from patches with high densities of *A. spica-venti* through to the individually growing plants. High as well as low ED₅₀ estimates were determined in samples taken in the eastern part with high density patches.

Subsamples that have been taken in close neighbourhood of each other showed partly different results. The smallest difference was between samples taken in high density patches. The ED₅₀ estimates differed between High_northA (472, 95% CI: 91–854) and High_northB (523, 95% CI: 157–888) by 51 g ai ha⁻¹. The difference between Single_southA (246, 95% CI: -8–499) and Single_southB (352, 95% CI: 95–608) on the one hand and Low_northA

(344, 95% CI: 129–559) and Low_northB (460, 95% CI: 151–769) on the other was 106 and 116 g ai ha⁻¹, respectively (**Figure 7-2, Table 7-2**).

Table 7-2: Parameters values from the logistic model fitted to dose-response data for the field samples and the susceptible reference treated with a series of doses of isoproturon. (Standard errors in parentheses).

Sample (in alphabetical order)	Data fitted to model ^a	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	RSE ^b
Head_centre	LL.3	1.58 (0.54)		0.072 (0.005)	463 (78)	0.009
Head_north	LL.3	2.47 (2.27)		0.063 (0.006)	444 (135)	0.015
Head_south	LL.4	10.99 (75.77)	0.046 (0.007)	0.069 (0.005)	184 (51)	0.016
High_centre	LL.3	1.21 (0.39)		0.089 (0.006)	178 (44)	0.016
High_northA	LL.3	1.48 (0.74)		0.070 (0.007)	472 (185)	0.021
High_northB	LL.3	0.84 (0.20)		0.082 (0.005)	523 (177)	0.015
High_south	LL.4	12.70 (52.67)	0.039 (0.008)	0.099 (0.006)	177 (53)	0.023
Low_centre	LL.3	0.80 (0.18)		0.098 (0.007)	265 (85)	0.016
Low_northA	LL.3	1.28 (0.36)		0.062 (0.004)	344 (104)	0.014
Low_northB	LL.3	0.73 (0.17)		0.088 (0.005)	460 (150)	0.014
Low_south	LL.3	1.35 (0.39)		0.093 (0.006)	465 (130)	0.020
Single_centre	LL.4	4.25 (3.01)	0.032 (0.007)	0.072 (0.004)	276 (79)	0.016
Single_north	LL.3	1.53 (0.56)		0.086 (0.006)	814 (229)	0.020
Single_southA	LL.3	0.56 (0.16)		0.076 (0.006)	246 (123)	0.016
Single_southB	LL.4	14.55 (77.31)	0.033 (0.011)	0.092 (0.006)	352 (124)	0.026
REFER_SensD	LL.3	0.87 (0.49)		0.128 (0.017)	50 (32)	0.030

^aLL.3: $Y = d/1 + \exp\{b[\log(x) - \log(e)]\}$, LL.4: $Y = (c-d)/1 + \exp\{b[\log(x) - \log(e)]\}$

^bRSE – Residual standard error

7.3.2 The inter-field situation: Survey in north-eastern Germany

In the north-eastern German survey of *A. spica-venti* populations 23 out of the 38 populations were susceptible to all tested herbicides (**Table 7-3**). Ten populations were not controlled by the ALS-inhibiting herbicides flupyrsulfuron and iodosulfuron. Two out of the ten populations were confirmed resistant to the ACCase-inhibiting clodinafop, too. All 38 populations were susceptible to chlorotoluron. Resistance to isoproturon was confirmed in six populations, with another two populations assessed as ‘R?’. Five out of the six isoproturon resistant populations showed cross resistance to ALS-inhibiting herbicides.

Resistance occurrence was significantly associated with different management variables (**Table 7-4**). The time of winter wheat sowing was significantly associated with resistance ($p < 0.01$). Resistant populations were predominantly confirmed in samples taken in fields with normal sowing time (between 20th September and 15th October). Late winter wheat sowing (after 15th October) was associated with seven resistance cases. In contrast, 16 samples were susceptible when the general sowing time was early (before 20th September).

The intensity of soil disturbance was also associated with resistance occurrence. Eighteen farmers switched between ploughing and no ploughing, depending on the crop. The mixture of ploughing and conservation tillage occurred in the context of resistance (13 cases) as well as in the context of susceptibility (58 cases). If *A. spica-venti* populations were sampled in regularly ploughed fields resistance was confirmed in just two cases, whereas susceptibility was confirmed in 37 cases.

The average crop rotation length differed slightly between populations that were susceptible to all herbicides tested (3.6 crops) and populations that were resistant to at least one herbicide (3.3 crops). Winter cereals were on average represented with two-third in all crop rotations. The amount of winter cereals in the crop rotation was not correlated with the occurrence of resistance (**Table 7-4**).

The questionnaire asked the farmers about their suspicion of herbicide resistance: 16 farmers suspected resistance in the sampled field; in nine cases (56%) resistance was confirmed. Vice versa, 18 farmers did not expect resistance in the field and in 14 cases (78%) their assumptions were correct in the sense that the samples were susceptible to all herbicides (**Table 7-3 and 7-4**). The other four samples were found resistant to at least one herbicide and one sample was resistant to two herbicides. Four growers did not answer to this question, but three samples were confirmed resistant. The farmer’s suspicion of herbicide resistance was significantly associated with the outcome of the resistance testing.

Table 7-3: Herbicide efficacy of the labelled dose based on fresh biomass weights and resistance classification of the two surveys in the summers 2007 and 2009.

Population ^a	Resistance suspected ^b	Clodinafop		Chlorotoluron		Isoproturon		Flupyrsulfuron		Iodosulfuron	
		R class ^c	Efficacy [%]	R class	Efficacy [%]	R class	Efficacy [%]	R class	Efficacy [%]	R class	Efficacy [%]
BY_2009_1	Yes	S	0.99	S	0.99	S	0.99			S	0.99
MVP_2009_1	No	S	0.98	S	0.99	S	1.00			S	0.99
MVP_2009_2	No	S	0.99	S	1.00	S	1.00			S	0.99
MVP_2009_3	No	S	0.99	S	0.99	S	1.00			S	0.99
MVP_2009_4	No	S	0.99	S	0.99	S	1.00			S	0.99
MVP_2009_5	No	S	0.97	S	0.99	S	1.00			S	0.99
MVP_2009_6	Yes	S	0.90	S	0.99	S	1.00			S	0.99
MVP_2009_7	No	S	0.89	S	0.99	S	1.00			S	0.99
NDS_2007_1	n.s.	S	0.94	S	0.99	RRR	0.00	RR	0.39		
NDS_2007_2	Yes	S	0.98	S	0.99	RRR	0.00	RR	0.71		
NDS_2007_3	Yes	S	0.96	S	0.99	RR	0.44	S	0.98		
NDS_2007_4	Yes	S	0.99	S	0.99	RRR	0.00	RR	0.73		
NDS_2007_5	Yes	RR	0.77	S	0.99	RR	0.75	RRR	0.01		
NDS_2009_1	Yes	S	0.99	S	0.98	S	0.99			RRR	0.06
NDS_2009_2	Yes	S	0.98	S	0.99	R?	0.81			S	0.99
NDS_2009_3	No	R?	0.83	S	0.98	S	0.99			S	0.99
NDS_2009_4	No	S	0.97	S	1.00	S	1.00			S	0.95
NRW_2009_1	No			S	0.99	R?	0.88			S	0.98
NRW_2009_2	No	S	0.97	S	1.00	S	1.00				
NRW_2009_3	No					S	1.00				
SH_2007_1	No	S	0.99	S	1.00	S	0.99	S	0.91		
SH_2007_2	No	S	0.96	S	1.00	RR	0.70	RRR	0.12		
SH_2007_3	No	S	0.98	S	1.00	S	0.99	S	0.96		

Population ^a	Resistance suspected ^b	Clodinafop		Chlorotoluron		Isoproturon		Flupyrsulfuron		Iodosulfuron	
		R class ^c	Efficacy [%]	R class	Efficacy [%]	R class	Efficacy [%]	R class	Efficacy [%]	R class	Efficacy [%]
SH_2007_4	No	S	0.99	S	1.00	S	0.96	S	0.98		
SH_2007_5	No	S	0.99	S	0.99	S	0.96	RR	0.75		
SH_2009_1	Yes	S	0.91	S	1.00	S	1.00			S	0.98
SH_2009_2	No	S	0.99	S	1.00	S	1.00			S	0.98
SH_2009_3	No	S	0.93	S	0.99	S	0.99			S	0.99
SN_2009_1	Yes	S	0.99	S	1.00	S	1.00			S	0.99
TH_2007_1	Yes	S	0.99	S	0.99	S	0.97	RR	0.60		
TH_2007_2	Yes	S	0.99	S	0.99	S	1.00	R?	0.83		
TH_2007_3	n.s.	S	0.98	S	1.00	S	0.99	S	0.90		
TH_2009_1	n.s.	S	0.96	S	1.00	S	1.00			S	0.96
TH_2009_2	Yes	S	0.93	S	0.99	S	1.00			S	0.98
TH_2009_3	Yes	S	0.90	S	0.99	S	1.00				
TH_2009_4	Yes	RRR	0.33	S	0.99	S	1.00			RRR	0.20
TH_2009_5	n.s.	R?	0.87	S	1.00	S	1.00			S	0.99
TH_2009_6	Yes	S	0.92	S	1.00	S	1.00			S	0.99
SensD			0.99		1.00		0.99		0.96		0.99

^a BY – Bayern, MVP – Mecklenburg-Vorpommern, NDS – Niedersachsen, NRW – Nordrhein-Westfalen, SH – Schleswig-Holstein, SN – Sachsen, TH - Thuringen

^bn.s. – not specified

^cR rating system with four categories used for designating different degrees on responses to single doses of herbicides in resistance-screening assays as described by Moss et al. (2007): 'S' = susceptible; 'R?' = early indications that resistance may be developing and possibly reducing herbicide performance; 'RR' = resistance confirmed and probably reducing herbicide performance; 'RRR' = resistance confirmed with highly likelihood of reduced herbicide performance. If the biomass reduction is 96% for the susceptible reference, so the categories would be defined: RRR = 0.00-0.38%, RR = 0.38-0.77%, R? = 0.77-0.86%, S > 0.86%.

Table 7-4: Associations between management variables in the sampled fields (no = absence, yes = presence) and resistance occurrence (resistance, no resistance) to all herbicides tested in the two surveys.

Management variable applied	Resistance		No Resistance		<i>p</i> value	χ^2
	No	Yes	No	Yes		
Tillage system					0.03 ^{ab}	
Always ploughing	18	2	69	37		
Never ploughing	15	5	95	11		
A mixture of both	7	13	48	58		
Winter wheat sowing time					0.01 ^{ab}	
Early	20	0	98	16		
Normal	7	13	25	89		
Late	13	7	105	9		
Weed management time					0.74 ^c	0.61
Autumn	13	6	66	46		
Spring	13	6	82	30		
Autumn and spring	12	7	76	36		
Percentage of winter cereals (> 50 %)	9	11	41	73	0.44 ^c	0.60
Number of crops (≤ 3)	6	14	54	60	0.13 ^c	2.30
Reduced herbicide doses	2	17	29	89	0.17 ^c	1.85
Herbicide resistance suspected	5	14	62	49	0.02 ^{ac}	5.67

^aSignificant differences ($p < 0.05$)

^bFisher's exact test

^cChi²-test

7.4 Discussion

Previous studies have shown a high variability in the herbicide susceptibility of different populations of grass weed species (ESPEBY et al. 2011, MASSA & GERHARDS 2011). In the presented intra-field study we investigated the response of an *A. spica-venti* population to isoproturon. Isoproturon is an old herbicide, but there are still no known mutations causing target site resistance in *A. spica-venti*. All known isoproturon resistance cases documented so far have been conferred to non-target-site resistance (DE PRADO et al. 1997, SINGH 2007). MAYOR & MAILLARD (1997) concluded that the mechanism towards isoproturon resistance is an enhanced metabolism associated with the cytochrome P-450.

The intra-field ED₅₀ estimate range is similar to the estimated ED₅₀ estimate range of 60 *A. spica-venti* populations in southern Sweden by ESPEBY et al. (2011). They found a high variability in susceptibility between *A. spica-venti* populations with ED₅₀ estimates of isoproturon ranging from 229 to 753 g ai ha⁻¹. The range was exceeded in our study in both

directions. We found one sample with a higher ED₅₀ estimate, but several samples with lower ED₅₀ estimates. Therefore, even within a single field population we could confirm a high variability in the response of *A. spica-venti* to isoproturon. Even subsamples from the immediate vicinity of a patch showed different results indicating a range of different genotypes in the population with the ability to resist herbicide application at different levels. Although, the mechanism of resistance was not proven the responses indicate non-target-site resistance in the population. Weed populations most often consist of individuals with different genotypes that can confer different resistance patterns (DÉLYE et al. 2011).

With regard to the early detection of non-target-site resistance evolution, the heterogeneous and random distribution of resistant and susceptible plants in fields complicates any recommendation on sampling procedures. Could the intra-field distribution of *A. spica-venti* be used in any way as a reliable parameter for the indication of resistance evolution? BALGHEIM et al. (2008) found most ACCase target site resistant homozygous plants of *A. myosuroides* in patches with high weed density. NORDMEYER (2009) revealed a relatively high continuity of distribution patterns of *A. spica-venti* in time. In the present study we found samples from patches of high plant density resistant as well as susceptible and the highest ED₅₀ estimate at all in a sample from an individual grown plant. Therefore, we were not able to confirm a causal relationship between plant density and herbicide response. However, there was a spatial pattern in the field distribution that could meet our aim. The north-south orientation, which is crossed to the density-dependent distribution in the sampled field, had a considerable effect on the ED₅₀ estimates. This could be due to the exposed location of the field between a road, a river and the farmyard. The access to the field is from the eastern edge. Due to the field shape, the farmer drives to the northern edge, turns and follows the lanes in east-west direction. In this way he runs lane after lane to the southern edge of the field. Resistance evolution could have started on the headland at the eastern edge of the field. Usually, the field sprayer passes this area several times. Therefore plants in this area might have been exposed with a higher dose than plants in the field itself. These repeated doses may have selected individuals that were able to resist higher herbicide rates.

There seems to be no short cut for the detection of developing resistance in populations. It requires intensive sampling over a large proportion of a field. Usually field sampling of resistant plants is done by travelling along a defined path or transect, or, conversely, a path that is undefined (reviewed by BECKIE et al. 2000). However, using these methods does not detect individual plants and incident populations, which are indications for the early stages in the development of herbicide resistance (BECKIE et al. 2000). The results of our study show

that individually grown plants should not be neglected. Since *A. spica-venti* panicles usually overgrow wheat ears, this species is much easier detectable than other ones. Therefore, sampling procedure should always comprise high-dense patches as well as individually grown plants across the entire field.

This raises the next question – is it possible to use the farmer's perception and awareness of resistance to detect the first steps of developing herbicide resistance? That attempt is normally used in surveys aimed to estimate the resistance status of weed populations. In our study the main reason for farmer's suspicion of herbicide resistance was unexpected high *A. spica-venti* densities caused by failed herbicide performance. We investigated 38 *A. spica-venti* populations throughout northern and eastern Germany and found 23 samples (= 61 %) susceptible to all herbicides tested. In a Czech survey, focused on fields with a sulfonylurea herbicide use history, 35 of 40 investigated fields (= 88 %) were assessed to be susceptible to chlorsulfuron (NOVÁKOVÁ et al. 2006). NIEMANN & ZWERGER (2006) had a similar approach and focused on fields with a photosystem-II-inhibiting isoproturon use history. They found 69 of 90 putative resistant populations (= 77 %) susceptible. The most wide-ranged survey in central Europe was conducted throughout Germany, the Czech Republic, and Poland by MASSA & GERHARDS (2011). They found 33 % of 265 field populations susceptible to all herbicides tested. In all these studies a high amount of populations were susceptible, despite that all samples were taken in putative resistant *A. spica-venti* populations. In contrast to these studies we sampled and investigated approximately equivalent proportions of both putative resistant and susceptible *A. spica-venti* populations and found that 40% of the samples were resistant. Cases in this 40 % did not fully correspond with the putative resistant samples. If we consider only the putative resistant populations, there was a large proportion of misjudgement. Sixteen farmers expected resistance in their fields but resistance was only confirmed in 56 % of these fields. Many factors may be responsible for inadequate herbicide performance. It is difficult to distinguish between poor herbicide performance due to environmental influences and evolved resistance in the field.

BECKIE et al. (2008a) reported from a random survey that almost all growers were not aware of any herbicide resistant weeds in their fields. This is mainly due to the fact that many farmers do not perceive resistance as a serious threat to their farms. In our study farmers were aware of resistance as a probably reason for low herbicide efficacy. Eighteen farmers in our study did not suspect resistance in their field and 78 % were correct in their assumption. The farmer's evaluation alone might not be a good mean in the exploration of non-target-site resistance or even very early stages of target-site resistance.

Could we improve our ability to identify resistant populations at an early stage, if we combine farmer's awareness of resistance with the field management practices? One attempt to detect developing herbicide resistance in the field could be to make a pre-selection of fields based on the cropping history. Today many herbicide modes of action are used in many crops. Therefore herbicide management history is getting less suitable to find weed populations in the early stage of developing herbicide resistance (BECKIE et al. 2008b). Until now only MASSA et al. (2013) made the attempt to characterise the linkage between evolved resistance in *A. spica-venti* and field management practices. In their study the likelihood of resistance development was significantly increased by a high percentage of winter cereals in the crop rotation, conservation tillage, early sowing as well as a high weed population density. In our survey, there were only small differences in the management between sampled fields. Outstanding aspects were the tillage system of a field and the sowing date of winter wheat. Most resistant cases were associated with a mixed tillage system (ploughing and not-ploughing in alternation) and normal sowing time. The latter may be due to the defaults in the questionnaire. The periods for sowing were very wide. The 'normal sowing time' comprised the time span from the 20th September to the 15th October. Mid October might be in some regions already late sowing. A subsequent differentiation into early and late was not possible. However, as seen in the results the occurrence of resistance was related to late sowing instead of early sowing. Late sowing dates imply weed control in spring. In turn, weed control time was not associated to resistance occurrence in the presented study.

What can be learnt from our study? Resistant *A. spica-venti* plants are randomly distributed in the field. Plant density may be a good advice for sampling direction, but as demonstrated in our study herbicide efficacy could be related to spatial plant distribution depending on processing direction in the field. Plants in patches as well as individually grown plants were able to resist herbicide application at different levels. Therefore, seeds should be collected from plants grown in different densities across the field including the headland. In our study the farmer's awareness of herbicide resistance gave a vague indication for evolved herbicide resistance. About 50 percent of the *A. spica-venti* populations were assumed to be resistant. To get a reasonable overview on the resistance status of field populations, the field management practices may help us to a certain extent. Under the north-eastern German conditions resistance was associated with mean management practices like normal and late sowing dates or a mixed tillage system (ploughing and not-ploughing in alternation). Whereas, the extreme management practices like early sowing dates or conservation tillage

were not associated with resistant *A. spica-venti* populations. Nevertheless, the detection of the early developing steps of herbicide resistance is and remains a challenge.

Acknowledgements

We thank the Feinchemie Schwebda GmbH for funding the surveys, the farmers who provided seed samples and the consultants of the Plant Protection Services who collected the seeds. Two anonymous reviewers are especially acknowledged for their constructive comments.

7.5 References

- Andreasen, C. & Stryhn, H. (2008). Increasing weed flora in Danish arable fields and its importance for biodiversity. *Weed Research*, 48, 1-9.
- Augustin, B. (2010). Windhalm-Herkunft aus Rheinland-Pfalz mit multipler Herbizidresistenz. *Julius-Kuehn-Archiv*, 428, 271-272.
- Balgheim, N., Wagner, J. & Gerhards, R. (2008). Spatial distribution of herbicide resistant *Alopecurus myosuroides* Huds. on field-scale: A case study. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection Special issue XXI*, 63-68.
- Beckie, H. J., Heap, I. M., Smeda, R. J. & Hall, L. M. (2000). Screening for herbicide resistance in weeds. *Weed Technology*, 14, 428-445.
- Beckie, H. J., Leeson, J. Y., Thomas, A. G., Brenzil, C. A., Hall, L. M. & Holzgang, G. (2008a). Weed resistance monitoring in the Canadian prairies. *Weed Technology*, 22, 530-543.
- Beckie, H. J., Leeson, J. Y., Thomas, A. G., Hall, L. M. & Brenzil, C. A. (2008b). Risk assessment of weed resistance in the Canadian prairies. *Weed Technology*, 22, 741-746.
- Burgos, N. R., Tranel, P. J., Streibig, J. C., Davis, V. M., Shaner, D., Norsworthy, J. K. & Ritz, C. (2013). Review: Confirmation of resistance to herbicides and evaluation of resistance levels. *Weed Science*, 61, 4-20.

- Busi, R., Gaines, T. A., Walsh, M. J. & Powles, S. B. (2012). Understanding the potential for resistance evolution to the new herbicide pyroxasulfone: field selection at high doses versus recurrent selection at low doses. *Weed Research*, 52, 489-499.
- Délye, C. (2013). Unravelling the genetic bases of non-target-site-based resistance (NTSR) to herbicides: a major challenge for Weed Science in the forthcoming decade. *Pest Management Science*, 69, 176-187.
- Délye, C., Gardin, J. A. C., Boucansaud, K., Chauvel, B. & Petit, C. (2011). Non-target-site-based resistance should be the centre of attention for herbicide resistance research: *Alopecurus myosuroides* as an illustration. *Weed Research*, 51, 433-437.
- De Prado, R., De Prado, J. L. & Menendez, J. (1997). Resistance to substituted urea herbicides in *Lolium rigidum* biotypes. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 57, 126-136.
- Espeby, L. A., Fogelfors, H. & Milberg, P. (2011). Susceptibility variation to new and established herbicides: examples of inter-population sensitivity of grass weeds. *Crop Protection*, 30, 429-435.
- Gardner, S. N., Gressel, J. & Mangel, M. (1998). A revolving dose strategy to delay the evolution of both quantitative vs major monogene resistances to pesticides and drugs. *International Journal of Pest Management*, 44, 161-180.
- Gressel, J. (2002). Evolution of resistance to herbicides. In: Gressel, J. (Ed.) 2002. Molecular biology of weed control. Taylor and Francis, London, New York. 78-121.
- Hamouzová, K., Soukup, J., Jursík, M., Hamouz, P., Venclová, V. & Tumová, P. (2011). Cross-resistance to three frequently used sulfonylurea herbicides in populations of *Apera spica-venti* from the Czech Republic. *Weed Research*, 51, 113-122.
- Heap, I. (2013). The International Survey of Herbicide-Resistant Weeds. Available from URL: www.weedscience.org. Accessed 28 May 2013.
- Jasieniuk, M., Brûlé-Babel, A. L. & Morrison, I. N. (1996). The evolution and genetics of herbicide resistance in weeds. *Weed Science*, 44, 176-193.
- Kampe, W. (1975). Zur Auflaufdynamik von Ackerfuchsschwanz (*Alopecurus myosuroides*) und Windhalm (*Apera spica venti*) in der Pfalz 1970 bis 1974. *Gesunde Pflanzen*, 27, 133-138.
- Koch, W. & Hurle, K. (1978). Grundlagen der Unkrautbekämpfung. Ulmer, Stuttgart.
- Kudsk, P. & Streibig, J. C. (2003). Herbicides - a two-edged sword. *Weed Research*, 43, 90-102.

- Manalil, S., Busi, R., Renton, M. & Powles, S. B. (2011). Rapid evolution of herbicide resistance by low herbicide dosages. *Weed Science*, 59, 210-217.
- Massa, D. & Gerhards, R. (2011). Investigations on herbicide resistance in European silky bent grass (*Apera spica-venti*) populations. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection* 118, 31-39.
- Massa, D., Kaiser, Y. I., Andújar-Sánchez, D., Carmona-Aleférez, R., Mehrtens, J. & Gerhards, R. (2013). Development of a geo-referenced database for weed mapping and analysis of agronomic factors affecting herbicide resistance in *Apera spica-venti* L. Beauv. (silky windgrass). *Agronomy*, 3, 13-27.
- Massa, D., Krenz, B. & Gerhards, R. (2011). Target-site resistance to ALS-inhibiting herbicides in *Apera spica-venti* populations is conferred by documented and previously unknown mutations. *Weed Research*, 51, 294-303.
- Mayor, J. P. & Maillard, A. (1997). Découverte d'un biotype de jouet-du-vent résistant à l'herbicide isoproturon à Changins. *Revue suisse d'agriculture*, 29, 39-44.
- McKenzie, J. A. (2000). The character or the variation: the genetic analysis of the insecticide-resistance phenotype. *Bulletin of Entomological Research*, 90, 3-7.
- Melander, B. (1995). Impact of drilling date on *Apera spica-venti* L. and *Alopecurus myosuroides* Huds. in winter cereals. *Weed Research*, 35, 157-166.
- Melander, B., Holst, N., Jensen, P. K., Hansen, E. M. & Olesen, J. E. (2008). *Apera spica-venti* population dynamics and impact on crop yield as affected by tillage, crop rotation, location and herbicide programmes. *Weed Research*, 48, 48-57.
- Melander, B., Munier-Jolain, N., Charles, R., Wirth, J., Schwarz, J. & van der Weide, R. (2013). European perspectives on the adoption of nonchemical weed management in reduced-tillage systems for arable crops. *Weed Technology*, 27, 231-240.
- Moss, S. R. (2002). Herbicide-resistant weeds. In: Naylor, R. E. (Ed.). *Weed management handbook*. Wiley, Oxford. 225-252.
- Moss, S. R., Perryman, S. A. M. & Tatnell, L. V. (2007). Managing herbicide-resistant blackgrass (*Alopecurus myosuroides*): Theory and practice. *Weed Technology*, 21, 300-309.
- Niemann, P. (2000). Resistenz von Windhalm (*Apera spica-venti*) gegenüber Isoproturon. *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft*, 376, 147-148.

- Niemann, P. & Zwerger, P. (2006). Über Herbizidresistenzen bei *Apera spica-venti* (L.) P.B. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Special issue XX*, 81-88.
- Nordmeyer, H. (2009). Spatial and temporal dynamics of *Apera spica-venti* seedling populations. *Crop Protection*, 28, 831-837.
- Northam, F. E. & Callihan, R. H. (1992). The windgrasses (*Apera* Adans., Poaceae) in North America. *Weed Technology*, 6, 445-450.
- Nováková, K., Soukup, J., Wagner, J., Hamouz, P. & Námestek, J. (2006). Chlorsulfuron resistance in silky bent-grass (*Apera spica-venti* (L.) Beauv.) in the Czech Republic. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Special issue XX*, 139-146.
- OEPP/EPPO (2003). Efficacy evaluation of plant protection products: resistance risk analysis. EPPO Standard PP 1/213(2). *EPPO Bulletin*, 33, 37-63.
- Pallutt, B. (1999). Einfluss von Fruchtfolge, Bodenbearbeitung und Herbizidanwendung auf die Populationsdynamik und Konkurrenz von Unkräutern in Wintergetreide. *Gesunde Pflanzen*, 51, 109-120.
- Powles, S. B. & Yu Q. (2010). Evolution in action: Plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology*, 61, 317-347.
- Preston, C. (2004). Herbicide resistance in weeds endowed by enhanced detoxification: complications for management. *Weed Science*, 52, 448-453.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ritz, C. & Streibig, J. C. (2005). Bioassay analysis using R. *Journal of Statistical Software*, 12, 1-22.
- Rola, J. (1990). Dynamik von Unkrautpopulationen auf leichten Böden in Polen. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Sonderheft XII*, 97-100.
- Seefeldt, S. S., Jensen, J. E. & Fuerst, E. P. (1995). Log-logistic analysis of herbicide dose-response relationships. *Weed Technology*, 9, 218-227.
- Singh, S. (2007). Role of management practices on control of isoproturon-resistant littleseed canarygrass (*Phalaris minor*) in India. *Weed Technology*, 21, 339-346.

- Soukup, J., Nováková, K., Hamouz, P. & Námestek, J. (2006). Ecology of silky bent grass (*Apera spica-venti* (L.) Beauv.), its importance and control in the Czech Republic. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal of Plant Diseases and Protection, Special issue XX*, 73-80.
- Wallgren, B. & Avholm, K. (1978). Dormancy and germination of *Apera spica-venti* L. and *Alopecurus myosuroides* Huds. seeds. *Swedish Journal of Agricultural Research*, 8, 11-15.
- Warwick, S. I., Thompson, B. K. & Black, L. D. (1987). Genetic variation in Canadian and European populations of the colonizing weed species *Apera spica-venti*. *New Phytologist*, 106, 301-317.

8 Population dynamics and evolution of herbicide resistance in *Apera spica-venti* – Simulationsstudien zur Resistenzentwicklung mit PERTH

Andrea Schulz, Christoph von Redwitz, Friederike de Mol, Michael Renton & Bärbel Gerowitt

Based on: Proc. Global Herbicide Resistance Challenge, Fremantle, Perth, Australia, 18-22 February 2013, p. 78

Abstract

Apera spica-venti (L.) P.B. is a typical grass weed in autumn-sown crops. Its characteristics are ideal for the evolution of herbicide resistance. Important characteristics of the species include: wide distribution in Europe; cross-pollinated; high genetic variability between and within populations; single plants produce up to 12 000 seeds; seeds are viable in the soil up to four years. Control of the species strongly relies on herbicides. Biotypes resistant to herbicides of different modes of action are reported. The objective of this contribution is to show population dynamics and the evolution of herbicide resistance in *A. spica-venti*. We calculated *A. spica-venti* population dynamic parameters from a long-term field experiment with a typical central European crop rotation (sugar beet, winter wheat, winter barley). Data were collected over 15 years. With the data we re-parameterised the PERTH ('Polygenic Evolution of Resistance To Herbicides') model. This stochastic simulation model is single plant-based. It represents the life-cycle of a cross-pollinated annual weed in a cropping system and simulates how polygenic resistance evolves in field situations. We extended the model to represent a rotation of crops. First simulations were done with weed data obtained from the field experiment. Parameters regarding the crop density, the amount of weed seed in the soil, the germination rates both before and after crop sowing, the mortality rates both between and within the seasons, and the maximum seed production were adjusted. Parameter range was incorporated taking variability into account. All parameters regarding resistance evolution, such as the gene number involved in resistance and the initial R-allele frequency, were maintained from the previous work on *Lolium rigidum*.

8.1 Einleitung

Seit den 1940er Jahren werden synthetische Herbizide für die Kontrolle von Unkräutern in landwirtschaftlichen Produktionssystemen eingesetzt. Der massive Selektionsdruck, der dadurch auf die Zielpflanzen wirkt, hat zu Resistenzen gegenüber vielen Wirkstoffen der unterschiedlichsten Wirkmechanismen geführt (HEAP 2012). Obwohl die Entwicklung von Resistenzen seit langem ein wichtiges Thema der Herbologie ist, stellt sie noch immer weitgehend eine “black box” dar (BUSI et al. 2013). Resistenz kann durch einzelne Punktmutationen hervorgerufen werden. Das verändert die Aminosäuren im Zielenzym des Herbizids. Damit wird die Bindung des Herbizids herabgesetzt oder komplett unterbunden (wirkortspezifische Resistenz, target-site resistance, TSR) (POWLES & YU 2010). Resistenz kann aber auch durch andere Veränderungen hervorgerufen werden, die dazu führen, dass die Herbizidmenge nicht in vollem Umfang den Wirkort erreicht (wirkortunspezifische Resistenz, non-target-site resistance, NTSR) (DÉLYE et al. 2011). Wirkortspezifische Resistenzen werden im Allgemeinen monogenetisch vererbt. NTSR wird dagegen vorwiegend polygenetisch vererbt; kann aber durchaus monogenetisch weitergegeben werden, wenn die Resistenz zum Beispiel durch P450 oder GST verursacht wird (DÉLYE et al. 2013).

Simulationsstudien sind ein gut geeignetes Mittel, um Hypothesen hinsichtlich der Entwicklung von Resistenzen zu prüfen (RENTON et al. 2014). Sie bieten den Vorteil, dass sie schnell informative Ergebnisse liefern, ohne dass langwierige und aufwändige Feldversuche durchgeführt werden müssen (NEVE et al. 2010). Häufig steht das Management resistenter Populationen im Vordergrund der Simulationsstudien, wobei anfangs insbesondere der Einsatz von Wirkstoffmischungen oder Wirkstofffolgen gegeneinander evaluiert worden sind (DIGGLE et al. 2003).

Selten werden bereits in der Literatur vorhandene Modelle – unabhängig davon, ob auf Resistenz abzielend oder nicht – aufgegriffen und für eigene Anwendungen und Intentionen angepasst (HOLST et al. 2007). Die Modellierung der Entwicklung von Resistenzen in verschiedenen Arten und Anbausystemen gegen Glyphosat ist ein Beispiel, wie Modelle modifiziert und weiterentwickelt werden können (NEVE et al. 2003, 2003a, NEVE 2008, NEVE et al. 2010, 2011, BAGAVATHIANNAN et al. 2013). Ein Hinderungsgrund mag darin liegen, dass die Mehrzahl der Modelle bis dato nur die Entwicklung monogenetisch vererbter Resistenzen nachbilden. Zunehmend in den Fokus der Aufmerksamkeit gerückt ist jedoch die NTSR. Sie kann im Management ein viel größeres Problem als TSR darstellen (BUSI et al. 2013). Zudem können die zugrunde liegenden genetischen Ursachen vielfältig sein (DÉLYE 2013). Daher werden die weitaus komplexeren und modelltechnisch schwieriger

umzusetzenden polygenetisch vererbten Resistenzen bislang nur von wenigen Modellen dargestellt (RENTON et al. 2011, LANGEMANN et al. 2013, RICHTER et al. 2014).

Das Modell PERTH (**P**olygenic **E**volution of **R**esistance to **H**erbicides) ist das erste Modell, das polygenetisch und monogenetisch bedingte Resistenzentwicklungen gegen Herbizide abbildet und simuliert (RENTON et al. 2011). Mit dem Modell konnten die Autoren erstmals zeigen, dass sich polygenetisch vererbte Resistenz schneller entwickeln kann als monogenetisch bedingte TSR. PERTH wurde mit Daten von *Lolium rigidum* entwickelt, einem annuellen fremdbestäubten Gras mit multiplen Resistenzentwicklungen in dem für Australien typischen Wechsel aus Winteranbau und Sommerbrache.

Apera spica-venti ist eines der wichtigsten Ungräser im Wintergetreideanbau vieler Regionen Nord-, Mittel- und Osteuropas. *A. spica-venti* ist eine auskrenzende Art und durch eine hohe genetische Variabilität gekennzeichnet (WARWICK et al. 1987). Im konventionellen Anbau werden vor allem Herbizide zur Kontrolle eingesetzt. Der hohe Selektionsdruck, der dadurch ausgeübt wird, hat zu Resistenzen gegenüber verschiedenen Wirkstoffen und –mechanismen geführt (MAYOR & MAILLARD 1997, NOVÁKOVÁ et al. 2006, HAMOUZOVÁ et al. 2010, ESPEBY et al. 2011, MASSA & GERHARDS 2011). Am stärksten betroffen sind die Wirkstoffgruppen der Sulfonylharnstoffe und Harnstoffderivate. *A. spica-venti* ist daher zu den Hochrisiko-Arten hinsichtlich der Entwicklung von Herbizidresistenzen zu zählen (ULBER et al. 2013). Mit diesem Beitrag sollen die folgenden zwei Fragestellungen geklärt werden:

- (1) Ist PERTH auf *A. spica-venti* in einem Anbausystem der gemäßigten Breiten übertragbar und für Prognosen zur Resistenzentwicklung nutzbar?
- (2) Wie anfällig ist *A. spica-venti* für Resistenzentwicklungen?

8.2 Material und Methoden

8.2.1 *Apera spica-venti* in PERTH

Mit PERTH kann die Resistenzentwicklung gegenüber einem selektiven, in der Kultur applizierten Herbizid simuliert werden. In der vorliegenden Arbeit wurde das Modell anhand der Veröffentlichung in R (R CORE TEAM 2012) nachgeschrieben.

Das Modell vereint populationsdynamische und –genetische wie auch applikationstechnische Komponenten, die jeweils durch eine Vielzahl von Parametern repräsentiert werden. Die populationsgenetischen Parameter sind weitgehend Annahmen, die auf Expertenwissen

basieren. Sie wurden, wie auch ein großer Teil der managementbezogenen Parameter aus dem Originalmodell übernommen. Nur die populationsdynamischen Parameter wurden für *A. spica-venti* in der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste modifiziert. Die stochastischen Parameterwerte beruhen auf den Untersuchungen in **Kapitel 3** und **4** dieser Arbeit.

In **Tabelle 8-1** sind die für *A. spica-venti* modifizierten populationsdynamischen Modellparameter zusammengefasst. Alle Parameter können als Eingabevariablen im Modell verändert werden. Ausgabevariablen sind die Genotypen in der Population, die Frequenz der resistenzbezogenen Allele sowie die Unkrautdichte.

Resistenzen von *A. spica-venti* gegen Herbizide haben sich häufig als monogenetisch, oft aber auch als vermutlich polygenetisch induziert erwiesen (HAMOUZOVÁ et al. 2010, MASSA et al. 2011, HAMOUZOVÁ et al. 2014). Simuliert wird die Annahme, dass vier Genloci die Resistenzentwicklung in den virtuellen *A. spica-venti*-Populationen induzieren.

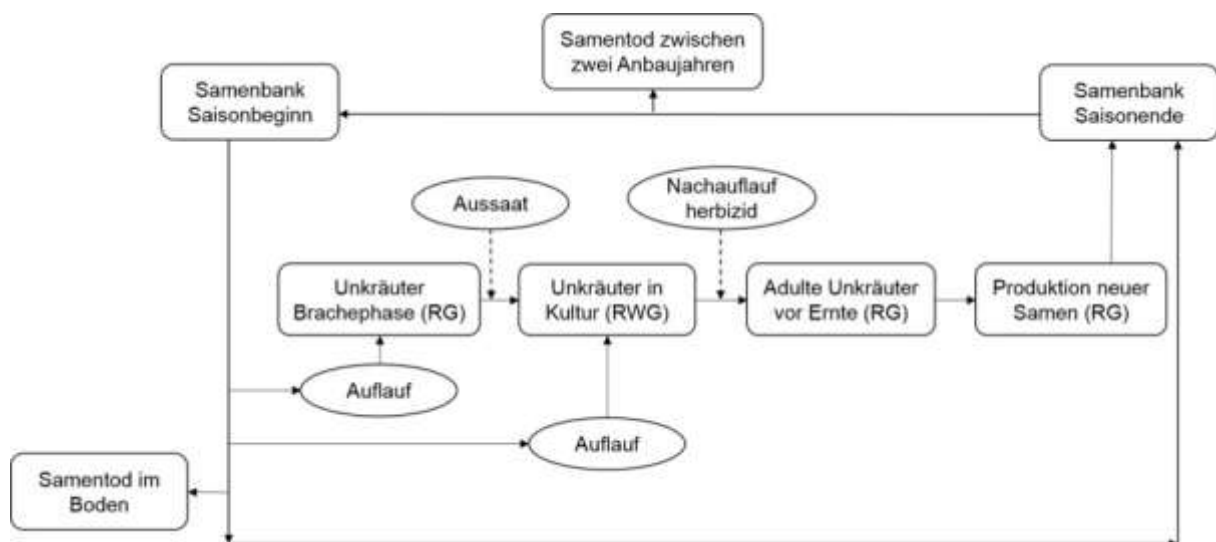


Abbildung 8-1: Das PERTH-Modell angepasst auf *A. spica-venti* in der Fruchtfolge Rüben (R) – Winterweizen (W) – Wintergerste (G). (nach Renton et al. (2011), verändert).

8.2.2 Modelldynamik

Am Beginn einer Vegetationsperiode ist eine bestimmte Anzahl Samen verschiedener Genotypen in der Bodensamenbank vorhanden. Jeder Samen hat die Möglichkeit, vor der Aussaat der Kulturen aufzulaufen. Keine der Jungpflanzen, die sich während dieser Phase etablieren können, wird jedoch die nachfolgende Aussaat der Kultur überleben. Nach der Kulturaussaat hat wiederum jeder der im Boden verbliebenen Samen die Chance zu keimen, aufzulaufen und sich in der Kultur als Pflanze zu etablieren. Die danach in der

Bodensamenbank verbliebenen Samen bleiben entweder bis zum Ende der Anbausaison dormant im Bodensamenvorrat oder sterben während dieser Zeit ab.

Tabelle 8-1: Populationsdynamische Parameterwerte für *A. spica-venti*.

Bezeichnung Parameter	Kultur	Parameterwert	Bemerkung
Bodensamenvorrat am Beginn der Simulationen	RWG	2500 Samen/m ²	
Samentod im Boden	RWG	0,1099	
Samentod zwischen zwei Anbauperioden	R	$-0,16 + 0,08 \cdot x + 0,26 \cdot x^2$	Gleichungen auf Ebene log-transformierter Daten ermittelt
	W	$-10,16 + 4,10 - 0,24 \cdot x^2$	
	G	$0,08 + 0,99 \cdot x$	
Keim- und Auflaufrate vor der Aussaat	R	$1,99 - 0,45 \cdot x + 0,10 \cdot x^2$	
	W	0	
	G	$1,02 + 0,03 \cdot x$	
Keim- und Auflaufrate nach der Aussaat	R	$0,07 + 0,00 \cdot x$	
	W	$1,36 + 0,06 \cdot x$	
	G	$1,29 + 0,05 \cdot x$	
Maximale Samenproduktion	R	0 Samen/m ²	
	W	52.130 Samen/m ²	
	G	63.740 Samen/m ²	
Saatedichte Kultur	R	150 Samen/m ²	
	W	380 Samen/m ²	
	G	350 Samen/m ²	

In der Kultur wird ein Nachauflaufferbizid appliziert. Jede *A. spica-venti* Pflanze hat in Abhängigkeit vom Genotyp die Chance, diese Behandlung zu überleben. Diese Pflanzen können adult werden und Samen produzieren. Die Anzahl der neu produzierten Samen ist dichteabhängig sowohl bezüglich der Kulturpflanzen als auch der Unkräuter. Der Genotyp jedes neu produzierten Samens wird bestimmt aus dem relativen Anteil der Genotypen der Unkräuter, die die Samen produzieren. Der Genotyp wird von bis zu vier Loci bestimmt. An jedem Loci können 0, 1 oder 2 Resistenz-Allele (R-Allele) auftreten. Das ergibt $3^4 = 81$ mögliche Genotypen, die S (an allen Loci 0 R-Allele), R (an allen Loci 2 R-Allele) oder RS (Mischformen zwischen R und S) sein können. Es werden unterschiedliche Ausgangsfrequenzen der R-Allele angenommen: 0,005, 0,01, 0,015 und 0,02. Jedes Individuum im Modell wird zu jedem Zeitpunkt in der Simulation durch seinen Genotyp in dieser Weise dargestellt. Jeder neue Samen wird dem Pool der nicht gekeimten Samen vom Beginn der Anbauperiode hinzugefügt. Bevor eine jährliche Anbauperiode zu Ende geht,

können alle Samen dieses Pools absterben. Die überlebenden Samen bilden den Bodensamenvorrat für den nächsten Zyklus. Es wird die Resistenzentwicklung in vier Populationen simuliert.

8.3 Ergebnisse

Es wurden Simulationen unter der Annahme durchgeführt, dass vier unterschiedliche Genloci die Resistenz in *A. spica-venti* induzieren. Die R-Allele wurden mit einer differierenden Ausgangsfrequenz in den Populationen zu Beginn der Simulationen angenommen. Unter der Annahme, dass keines der für die Resistenz induzierenden Allele aktiv wird, wurde ein deutlicher Rückgang der Populationsgröße über 15 Jahre hinweg beobachtet (**Abbildung 8-2**).

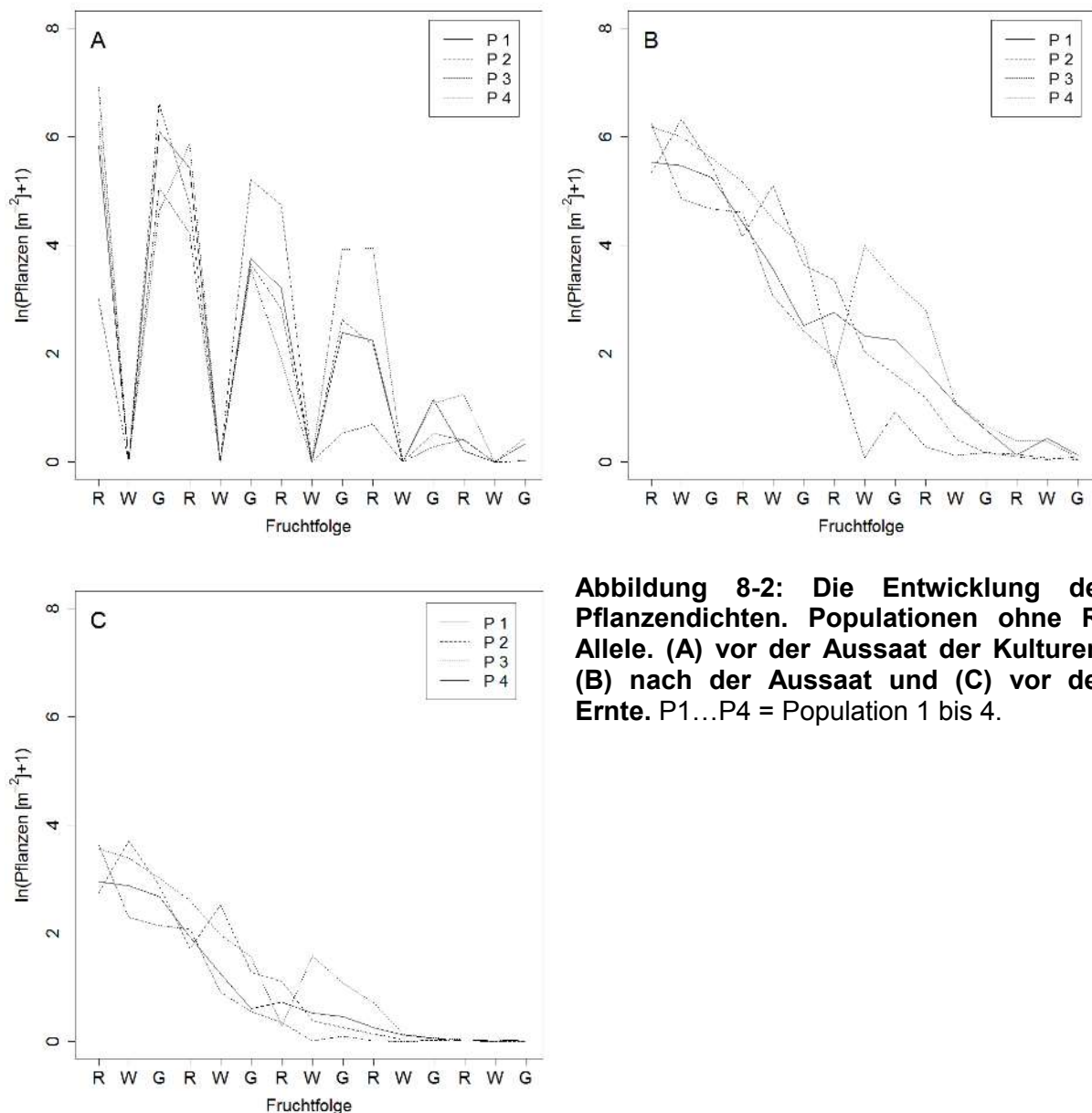


Abbildung 8-2: Die Entwicklung der Pflanzendichten. Populationen ohne R-Allele. (A) vor der Aussaat der Kulturen, (B) nach der Aussaat und (C) vor der Ernte. P1...P4 = Population 1 bis 4.

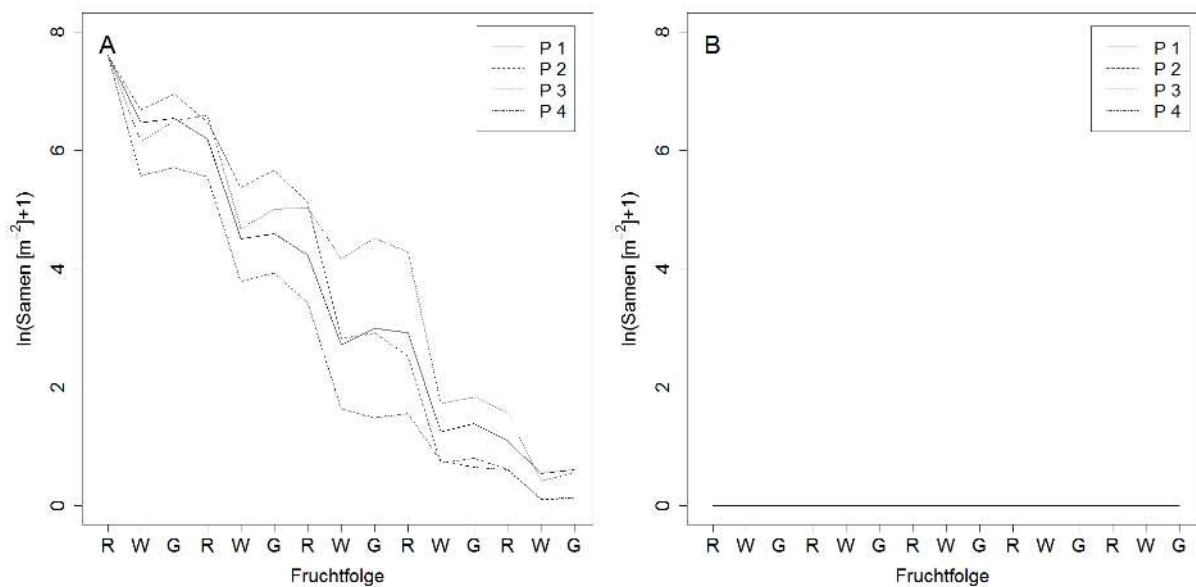


Abbildung 8-3: Entwicklung der S- (A) und RS (B)-Genotypen in der Bodensamenbank, wenn in den initialen Populationen keine R-Allele vorhanden waren.

In den Populationen konnten sich keine resistenzinduzierenden Allele etablieren, wie **Abbildung 8-3** anhand der S- und RS-Genotypen in der Bodensamenbank zeigt. Mit dem Rückgang des Bodensamenvorrates geht eine deutliche Reduzierung der S-Genotypen einher. Die Ergebnisse der Simulationen unter der Annahme, dass von Beginn der Simulationen an vier R-Allele mit unterschiedlicher Frequenz in den Populationen vorhanden waren, werden in den **Abbildungen 8-4 bis 8-6** gezeigt.

Mit zunehmender Simulationsdauer haben die Frequenzen aller R-Allele deutlich zugenommen (**Abbildung 8-4**).

Die zunehmende Präsenz der R-Allele in den Populationen führte dazu, dass in der Bodensamenbank eine Verschiebung des Verhältnisses der unterschiedlichen Genotypen zueinander stattfand (**Abbildung 8-5**). Der Anteil der S-Genotypen ist sehr schnell und deutlich reduziert worden. Jedoch traten reine R-Genotypen erst mit der vierten und fünften Rotation auf. Gemischte Genotypen machten den über lange Zeit größten Anteil der Population aus.

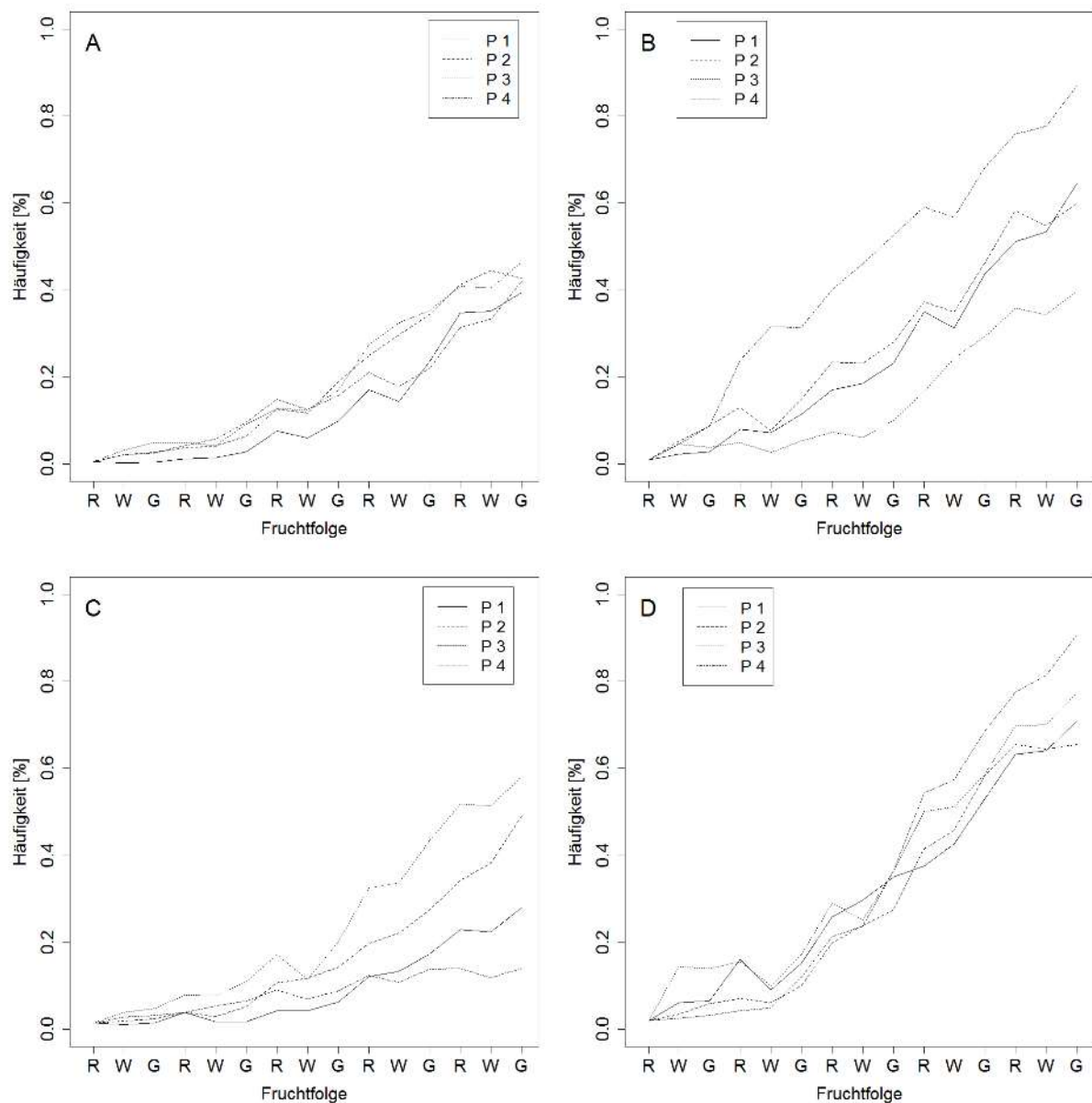


Abbildung 8-4: Entwicklung der Frequenzen der vier resistenzinduzierenden Allele mit Ausgangsfrequenzen von (A) R-Allel 1: 0,005, (B) R-Allel 2: 0,01, (C) R-Allel 3: 0,015 und (D) R-Allel 4: 0,02. P1...P4 = Population 1 bis 4.

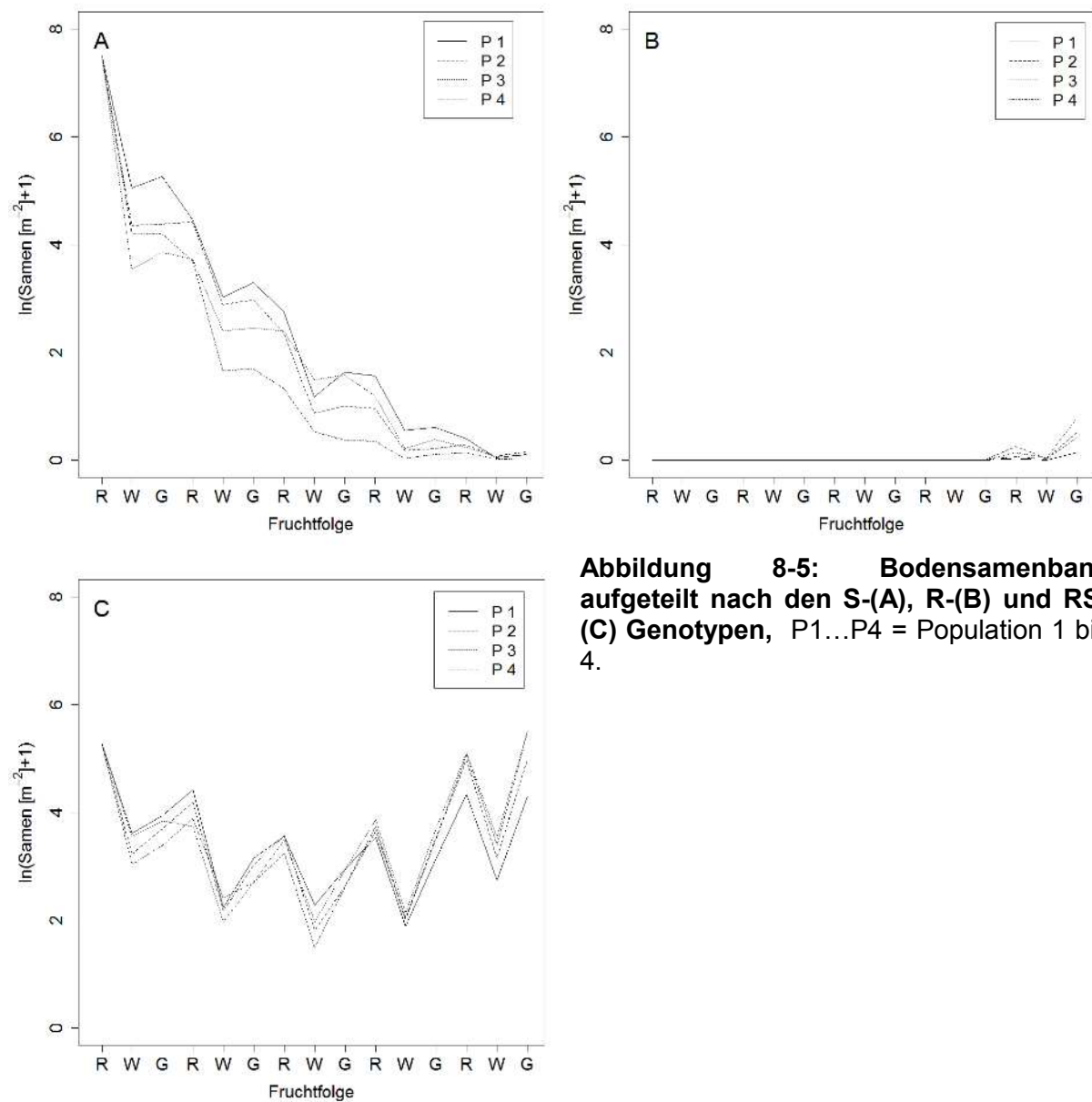


Abbildung 8-5: Bodensamenbank aufgeteilt nach den S-(A), R-(B) und RS-(C) Genotypen, P1...P4 = Population 1 bis 4.

Die Pflanzendichten, die an drei verschiedenen Zeitpunkten im Lebenszyklus ermittelt wurden, gingen bis zur dritten Rotation deutlich zurück. Danach kehrte sich dieser Trend um und die Dichten, sowohl vor als auch nach der Aussaat der Kulturen, stiegen deutlich an (**Abbildung 8-6**).

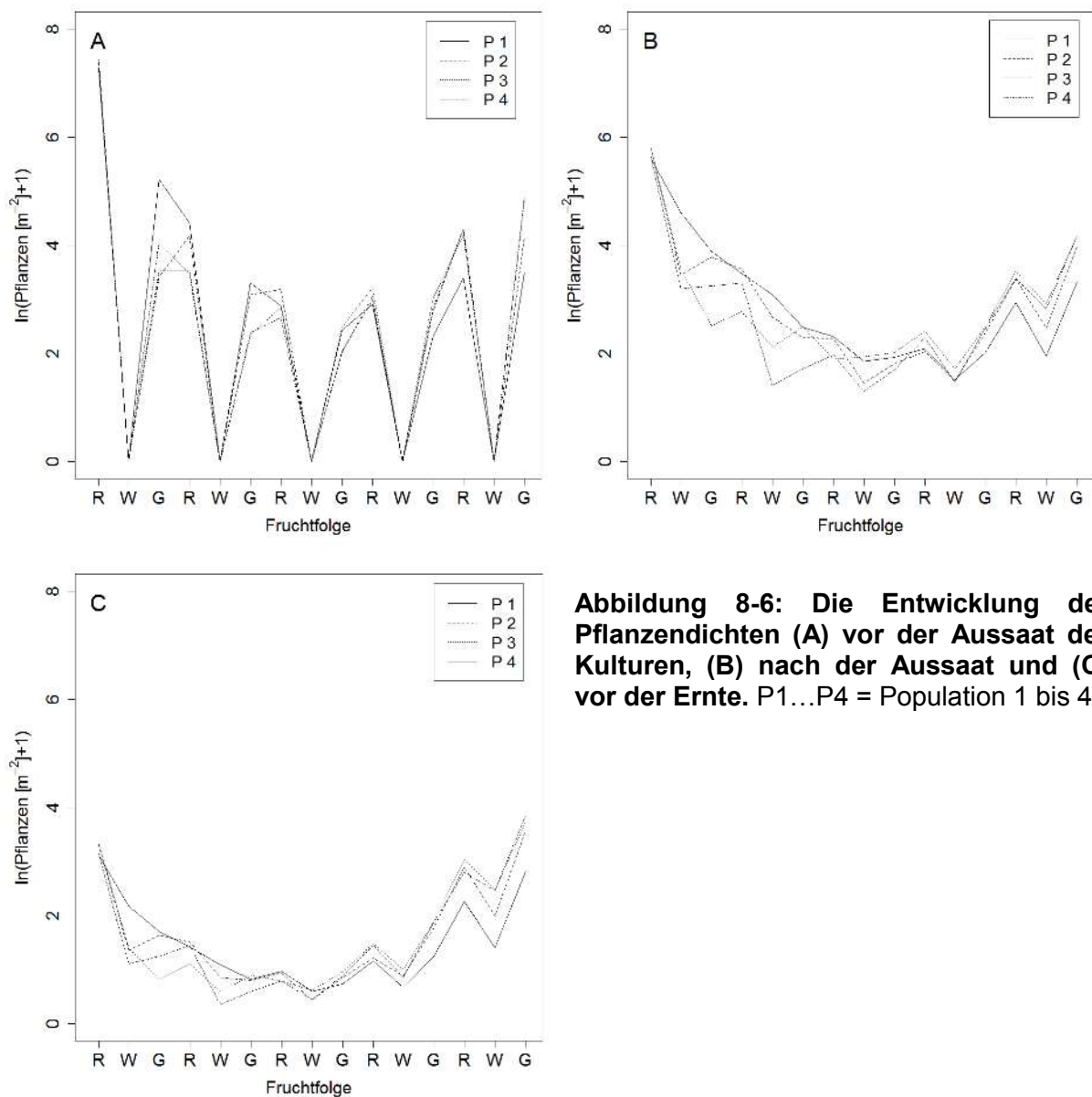


Abbildung 8-6: Die Entwicklung der Pflanzendichten (A) vor der Aussaat der Kulturen, (B) nach der Aussaat und (C) vor der Ernte. P1...P4 = Population 1 bis 4.

8.4 Diskussion

Herbizidresistenz entwickelt sich im Zusammenspiel von Populationsdynamik und –genetik, Herbizid und agronomischen Aspekten. Das Modell PERTH bietet die Möglichkeit, diesen Prozess durch Simulationen abzubilden, Mit der hier vorgestellten Arbeit wurde das Modell erstmals für eine andere Unkrautart übertragen. Die Anpassung beinhaltete eine Erweiterung des Modells auf eine Fruchtfolge unterschiedlicher Kulturen und die Parametrisierung mit den populationsdynamischen Werten für *A. spica-venti*.

In den Simulationsstudien zeigte sich, dass resistenzinduzierende Allele sich sehr schnell in den Populationen etablierten und ihre Frequenz deutlich zunahm. Nach nur drei Rotationen der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste hatte sich die Zunahme der

Frequenzen der R-Allele auch auf die Zusammensetzung der Genotypen in der Bodensamenbank und die Höhe der Felddichten ausgewirkt. In der Originalversion von PERTH wurde für *L. rigidum* eine ähnliche Entwicklung simuliert, wobei allerdings bereits nach 10 Jahren ertragsrelevante Einbußen entstanden (RENTON et al. 2011). Zum Teil sind die Differenzen zwischen *L. rigidum* und *A. spica-venti* den unterschiedlichen Populationsdynamiken geschuldet. Im Modell weichen die Auflaufraten (in Brache und in Kultur) der beiden Gräser erheblich voneinander ab. Zudem ist die Samenproduktion von *A. spica-venti* signifikant höher.

Die Simulationen mit *A. spica-venti* in der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste zeigten, dass die Resistenzentwicklung aufgrund des Kulturartenwechsels im Vergleich zu *L. rigidum* im fortlaufenden Weizenanbau durchaus hinausgezögert werden kann. Jede Kultur bietet der Unkrautart individuelle Entwicklungsbedingungen. Das kann einerseits den Aufbau von Populationen problematischer Arten kontrollieren, aber auch die Entwicklung von Resistenz hinauszögern (ROUX et al. 2008).

In der Praxis kommt es bei der Entwicklung von Herbizidresistenz nicht immer zu einer Zunahme der Unkrautdichten im Feld. LLEWELLYN et al. (2009) ermittelten für *L. rigidum* keinen Zusammenhang zwischen dem Resistenzstatus und den Felddichten. Während für *A. spica-venti* in **Kapitel 7** der vorliegenden Arbeit die Ergebnisse für vermutlich nicht-wirkortspezifische Resistenz gegenüber Isoproturon indifferent waren, zeigte eine Feldstudie eine signifikante Zunahme der Feldpopulation unter dem Einfluss wirkortspezifischer ALS-Resistenz (RUMMLAND et al. 2012, SCHULZ et al. 2014).

In PERTH wird die Adultenrate, der Anteil der Pflanzen, der die Herbizidbehandlung im frühen Entwicklungsstadium der Kulturen überlebt, allein durch die Überlebenswahrscheinlichkeit aufgrund des Genotyps bestimmt. Dadurch konnten – anders, als in dem Simulationsmodell zur Populationsdynamik von *A. spica-venti* (**Kapitel 5**) – junge Pflanzen auch in den Rüben überleben und zur Samenreife gelangen. Aufgrund der regelmäßigen Bekämpfung und unter der Annahme, dass bei Beginn der Beobachtungen keine für Resistenz induzierenden Allele in der Population vorhanden sind, kann *A. spica-venti* über viele Jahre hinweg gut kontrolliert werden.

8.5 Literatur

Bagavathiannan, M. V, Norsworthy, J. K., Smith, K. L. & Neve, P. (2013). Modeling the evolution of glyphosate resistance in barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) in cotton-

- based production systems of the midsouthern United States. *Weed Technology*, 27, 475–487.
- Busi, R., Vila-Aiub, M. M., Beckie, H. J., Gaines, T. A., Goggin, D. E., Kaundun, S. S., ... Powles, S. B. (2013). Herbicide-resistant weeds: from research and knowledge to future needs. *Evolutionary Applications*, 6, 1218–1221.
- Délye, C. (2013). Unravelling the genetic bases of non-target-site-based resistance (NTSR) to herbicides: a major challenge for weed science in the forthcoming decade. *Pest Management Science*, 69, 176–187.
- Délye, C., Gardin, J. A. C., Boucansaud, K., Chauvel, B. & Petit, C. (2011). Non-target-site-based resistance should be the centre of attention for herbicide resistance research: *Alopecurus myosuroides* as an illustration. *Weed Research*, 51, 433–437.
- Délye, C., Jasieniuk, M. & Le Corre, V. (2013). Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends in Genetics*, 29, 649–658.
- Diggle, A. J., Neve, P. B. & Smith, F. P. (2003). Herbicides used in combination can reduce the probability of herbicide resistance in finite weed populations. *Weed Research*, 43, 371–382.
- Espeby, L. Å., Fogelfors, H. & Milberg, P. (2011). Susceptibility variation to new and established herbicides: Examples of inter-population sensitivity of grass weeds. *Crop Protection*, 30, 429–435.
- Hamouzová, K., Kosnarova, P., Salava, J., Soukup, J. & Hamouz, P. (2014). Mechanisms of resistance to acetolactate synthase-inhibiting herbicides in populations of *Apera spica-venti* from the Czech Republic. *Pest Management Science*, 70, 541–548.
- Hamouzová, K., Soukup, J., Jursík, M., Hamouz, P., Venclová, V. & Tumová, P. (2010). Cross-resistance to three frequently used sulfonylurea herbicides in populations of *Apera spica-venti* from the Czech Republic. *Weed Research*, 51, 113–122.
- Heap, I. (2014). The International Survey of Herbicide-Resistant Weeds. Available from URL: www.weedscience.org. Accessed 07 October 2012.
- Holst, N., Rasmussen, I. A. & Bastiaans, L. (2007). Field weed population dynamics: a review of model approaches and applications. *Weed Research*, 47, 1–14.
- Langemann, D., Richter, O. & Vollrath, A. (2013). Multi-gene-loci inheritance in resistance modeling. *Mathematical Biosciences*, 242, 17–24.
- Llewellyn, R. S., Emden, F. H. D., Owen, M. J. & Powles, S. B. (2009). Herbicide Resistance in Rigid Ryegrass (*Lolium rigidum*) Has Not Led to Higher Weed Densities in Western Australian Cropping Fields. *Weed Science*, 57, 61–65.
- Massa, D. & Gerhards, R. (2011). Investigations on herbicide resistance in European silky bent grass (*Apera spica-venti*) populations. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 118, 31–39.
- Massa, D., Krenz, B. & Gerhards, R. (2011). Target-site resistance to ALS-inhibiting herbicides in *Apera spica-venti* populations is conferred by documented and previously unknown mutations. *Weed Research*, 51, 294–303.

- Mayor, J.-P. & Maillard, A. (1997). Découverte d'un biotype de jouet-du-vent résistant à l'herbicide isoproturon à Changins. *Revue Suisse D'agriculture*, 29, 39–44.
- Neve, P. (2008). Simulation modelling to understand the evolution and management of glyphosate resistance in weeds. *Pest Management Science*, 64, 392–401.
- Neve, P., Diggle, A. J., Smith, F. P. & Powles, S. B. (2003a). Simulating evolution of glyphosate resistance in *Lolium rigidum* I: population biology of a rare resistance trait. *Weed Research*, 43, 404–417.
- Neve, P., Diggle, A. J., Smith, F. P. & Powles, S. B. (2003b). Simulating evolution of glyphosate resistance in *Lolium rigidum* II: past, present and future glyphosate use in Australian cropping. *Weed Research*, 43, 418–427.
- Neve, P., Norsworthy, J. K., Smith, K. L. & Zelaya, I. A. (2010). Modelling evolution and management of glyphosate resistance in *Amaranthus palmeri*. *Weed Research*, 51, 99–112.
- Neve, P., Norsworthy, J. K., Smith, K. L. & Zelaya, I. A. (2011). Modeling Glyphosate Resistance Management Strategies for Palmer Amaranth (*Amaranthus palmeri*) in Cotton. *Weed Technology*, 25, 335–343.
- Nováková, K., Soukup, J., Wagner, J., Hamouz, P. & Náместek, J. (2006). Chlorsulfuron resistance in silky bent-grass (*Apera spica-venti* (L.) Beauv.) in the Czech Republic. *Journal of Plant Diseases and Protection, special issue*, XX, 139–146.
- Powles, S. B. & Yu, Q. (2010). Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology*, 61, 317–347.
- R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Renton, M., Busi, R. & Neve, P. (2014). Herbicide resistance modelling: past, present and future. *Pest Management Science*, 70, 1394–1404.
- Renton, M., Diggle, A., Manalil, S. & Powles, S. (2011). Does cutting herbicide rates threaten the sustainability of weed management in cropping systems? *Journal of Theoretical Biology*, 283, 14–27.
- Richter, O., Langemann, D. & Beffa, R. (2014). Model for metabolic resistance against ALS inhibitors. *Julius-Kühn-Archiv*, 443, 334–342.
- Roux, F., Paris, M. & Reboud, X. (2008). Delaying weed adaptation to herbicide by environmental heterogeneity: a simulation approach. *Pest Management Science*, 64, 16–29.
- Rummland, J., Kerlen, D., Nordmeyer, H. & Richter, O. (2012). The effects of different herbicide strategies on the genetic composition of *Apera spica-venti* (L.) P. Beauv. *Julius-Kühn-Archiv*, 434, 57–63.
- Schulz, A., Mathiassen, S. K., & De Mol, F. (2014). Approaches to early detection of herbicide resistance in *Apera spica-venti* regarding intra- and inter-field situations. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 121, 138–148.

- Ulber, L., Nordmeyer, H. & Zwerger, P. (2013). Resistance risk assessment within herbicide authorisation – a call for sensitivity data. *Pest Management Science*, 69, 160–164.
- Warwick, S. I., Thompson, B. K. & Blacri, L. D. (1987). Genetic variation in Canadian and European populations of the colonizing weed species *Apera spica-venti*. *New Phytologist*, 106, 301–317.

9 Allgemeine Diskussion

Eine der aktuellen Fragestellungen in der angewandten Herbologie ist das Management von Unkräutern in herbizidintensiven Anbausystemen unter dem Aspekt der Entwicklung von Resistenzen. Die zunehmende Aus- und Verbreitung resistenter Unkrautpopulationen könnte weitreichende Konsequenzen für eine nachhaltige Getreideproduktion haben (SERVICE 2013, STOKSTAD 2013). Herbizide sind keine erneuerbare Ressource (HARKER et al. 2012), gleichzeitig aber das häufigste Mittel zur Unkrautkontrolle im konventionellen Ackerbau. Bemessen an den Behandlungshäufigkeiten in Deutschland, hat der Einsatz von Herbiziden in Wintergerste und Winterweizen zwischen 2000 und 2011 deutlich zugenommen (ROßBERG et al. 2002, ROßBERG 2013).

Auf europäischer (EU-Direktive 91/414/EEC) und nationaler Ebene werden zunehmend Anstrengungen unternommen, die umweltbedingten Auswirkungen, die mit dem Einsatz von Pflanzenschutzmitteln unweigerlich einhergehen, einzudämmen (JENSEN 2004, KUDSK 2014). Zudem befürchtet die Pflanzenschutzmittelindustrie seit Jahren, dass mittelfristig nicht mit der Markteinführung eines neuen Wirkmechanismus zu rechnen sein wird, dafür Re-Registrierungen von Wirkstoffen zunehmen werden (DUKE 2012a, 2012b, HOLLOMON 2012, KRAEHMER 2012). Diese Rahmenbedingungen reduzieren zwar die Palette an verfügbaren Wirkstoffen, aber tragen sie deswegen unmittelbar zu einer Verschärfung der Resistenzproblematik bei (COELHO 2009)?

Das Risiko, dass sich in einem konkreten Anbausystem Resistenz entwickelt, wird bestimmt von der Unkrautart, dem Herbizid und den agronomischen Rahmendbedingungen (**Abbildung 1-1 in der Einleitung**). Während die genetischen und biologischen Faktoren zum großen Teil nicht kontrollierbar sind, liegen die operationalen oder agronomischen Faktoren durchaus in der Hand des Landwirts (GEORGHIOU & TAYLOR 1986). Landwirte stehen unter massivem ökonomischem Druck und im globalen Wettstreit. Sie handeln wie andere Unternehmer es auch tun würden: wenn sie nicht davon überzeugt sind, dass Herbizidresistenz sich signifikant auf ihre Erlöse auswirkt, werden sie nichts unternehmen (ORSON 1999, WILSON et al. 2008). Mitunter sind das Wissen um die Gefahr und das Bewusstsein für diese Entwicklungen nicht vorhanden (BECKIE 2006). Integrierende Ansätze, die eine Vielzahl möglicher Managementoptionen berücksichtigen, werden von vornherein als zu komplex, teuer und ineffizient bewertet (LLEWELLYN et al. 2004, MOSS 2010).

Resistenzen können auf ganz unterschiedlichen Ebenen nachteilig wirken:

- auf der ökonomischen Ebene: Je nach Kultur und Resistenzmechanismus (NTSR oder TSR) sowie der Verfügbarkeit alternativer Managementstrategien, müssen neben dem Wechsel der Wirkstoffe/Wirkmechanismen mitunter zusätzliche Veränderungen im Anbausystem vorgenommen werden (ORSON 1999, BELTRAN et al. 2012, LUTMAN et al. 2013).

- auf der ökologischen Ebene: Der Einsatz von Herbiziden könnte sich erhöhen. Die Wirkstoffe werden ebenfalls in die Umwelt gelangen können; intensivierte Bodenbearbeitung kann zu einem erhöhten Bodenerosionsrisiko führen

Kosten ökonomischer Art, die die Entwicklung von Herbizidresistenzen bei *Apera spica-venti*-Populationen im deutschen Getreidebau bereits verursacht hat, sind schwer zu beziffern (ANONYMUS 2011). Zum einen sind derartige Kalkulationen nur in Abhängigkeit des entsprechenden Bewirtschaftungssystems möglich, zum anderen fehlt es an Angaben zur betroffenen Fläche (ROTTEVEEL et al. 2011). Vor 10 Jahren ist man von etwa 10.000 ha ausgegangen, auf denen es Probleme mit Resistenzen bei *A. spica-venti* gibt (ZWERGER et al. 2004). Schätzungen der Bayerischen Landesanstalt für Landwirtschaft gehen für den Freistaat Bayern davon aus, dass resistente Populationen von *A. spica-venti* und *Alopecurus myosuroides* auf 5 bzw. 15 % der Anbaufläche zu finden sind. Daraus ergibt sich ein jährlicher wirtschaftlicher Schaden von 140.000 € (*A. spica-venti*) bzw. 1,7 Mio. € (*A. myosuroides*) (ANONYMUS 2011).

Apera spica-venti hat sich in den letzten 30 Jahren zu einem der wichtigsten Ungräser in Nord-, Mittel- und Osteuropa entwickelt (WEBER & GUT 2005, ANDREASEN & STRYHN 2008, 2012). Die Besatzdichte und die Größe der Populationen im Feld werden bestimmt von der angebauten Kultur, der Zusammensetzung und Länge der Fruchtfolge aber auch der Düngung (CARDINA et al. 2002). Wintergetreidebetonte Fruchtfolgen fördern das Auftreten von *A. spica-venti* ebenso wie erhöhte Stickstoffdüngergaben, wie in **Kapitel 2** der vorliegenden Arbeit gezeigt wurde (FRANZ et al. 1990, PYSEK & LEPS 1991).

Die Evaluierung der Populationsentwicklung in **Kapitel 3** zeigte, dass *A. spica-venti* sich in Winterweizen und Wintergerste bis zur Ernte gleich entwickelt. Da der Mähdrusch zur Getreidevollreife stattfindet, werden insbesondere im Winterweizen neue Samen eingetragen (PETZOLDT 1957). Über die fünf vollständig durchlaufenen Rotationen der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste hinweg wurde kein kontinuierlicher Zuwachs der Felddichten beobachtet. Die Bodensamenbank hat sich erst allmählich aufgebaut. Langfristig hat sich dennoch die Samenbank erhöht. Eine Sommerung in drei Jahren nicht ausreicht, um eine winterannuelles Ungras in einer wintergetreidebetonten Fruchtfolge allein aufgrund dieses Aspektes in einem stabilen Populationsgleichgewicht zu halten. Sind die

Entwicklungsbedingungen der Kulturen in einer Anbaufolge sich sehr ähnlich, erschwert das ein nachhaltiges und abwechslungsreiches Pflanzenschutzmanagement (CHIKOWO et al. 2009). Die Ergebnisse zeigen auch, dass die Bodensamenbank ein sehr großes Puffervermögen besaß (FIRBANK 1993). Möglicherweise sind in den ersten Jahren viele der neu gebildeten Samen direkt nach der Abreife verloren gegangen. Wie Studien mit *A. spica-venti* zeigten, werden trotz der geringen Samengröße bis zu 67 % von Prädatoren aufgenommen (WESTERMAN et al. 2003, FISCHER et al. 2011).

Das Pufferungsvermögen der Bodensamenbank steht auch im Einklang mit den Ergebnissen vergleichender Untersuchungen von ANDREASEN & STREIBIG (2010), die einen Zusammenhang zwischen dem intensivierten Wintergetreideanbau in Skandinavien und dem vermehrten Vorkommen von *A. spica-venti* herstellen konnten.

Die Daten, auf denen die populationsdynamischen Untersuchungen der vorliegenden Arbeit beruhen, wurden zwar bereits vor mehr als 20 bis 30 Jahren erhoben, haben jedoch nichts an ihrer Aktualität eingebüßt. Die Fruchtfolge mit Rüben – Winterweizen – Wintergerste ist eine für den Standort und die Region typische. In anderen Regionen ersetzt der Winterraps die Rüben – so sind die Ergebnisse durchaus auf modifizierte Systeme übertragbar (LORENZ et al. 2013, STEINMANN & DOBERS 2013). Die Übertragbarkeit auf andere Anbausysteme setzt kulturartenspezifische populationsdynamische Parameter für *A. spica-venti* voraus (**Kapitel 4**). Damit ist die quantitative Beschreibung des gesamten Lebenszyklus von *A. spica-venti* für die verschiedenen Umwelten, die die Entwicklung in den Rüben, dem Winterweizen und der Wintergerste bieten, möglich.

Erstmals konnte in der vorliegenden Arbeit anhand der geschätzten populationsdynamischen Parameterwerte ein stochastisches Simulationsmodell für *A. spica-venti* entwickelt werden (**Kapitel 5**). Der Vergleich der Simulationsergebnisse mit real beobachteten Entwicklungen hat gezeigt, dass die Pflanzendichten im Frühjahr von dem Modell deutlich unterschätzt wurden. Für die Rispendichten vor der Ernte gab es dagegen gute Übereinstimmungen. Genaue Dichten lassen sich im Allgemeinen weniger gut nachbilden als der eigentliche Verlauf (ZWERGER & HURLE 1990).

Auflaufstärke und –zeitraum sind wichtige Momente im Lebenszyklus annueller Ungräser (BAGAVATHIANNAN et al. 2011). In **Kapitel 6** wurde gezeigt, dass sich unterschiedliche Auflaufmuster im Zusammenhang mit der Bewirtschaftung herausbilden können. *A. spica-venti* Populationen mit nachweislicher Resistenz gegen Isoproturon sind in den Untersuchungen vergleichsweise schneller und kompakter aufgelaufen als herbizid-sensitive Populationen ökologisch bewirtschafteter Standorte. GERHARDS & MASSA (2011), die in ihrer

Studie einerseits resistent, andererseits sensitiv getestete Populationen eines Monitorings jeweils gepoolt haben, beobachteten eine dreimal höhere Keimrate der resistenten *A. spica-venti* ermittelt.

Die Plastizität zwischen Populationen hinsichtlich bestimmter Eigenschaften kann eine Rolle spielen, wenn es darum geht, in Resistenzuntersuchungen die Einschätzung des Resistenzgrades einer zu testenden Population im Vergleich zu einer Referenzpopulation vorzunehmen. Unterschiede zwischen einzelnen Populationen können vor allem bei dem weitverbreitet angewendeten Biotest zutage treten. Der Biotest im Gewächshaus, die häufigste Methode zum Resistenznachweis, ermöglicht unabhängig vom Resistenzmechanismus eine erste quantitative Einschätzung des Resistenzgrades. Die Methode ist zwar platzintensiv, aber relativ preiswert und einfach durchzuführen, weshalb zunehmend mehr Einrichtungen diese Untersuchungen anbieten. Da die Resistenz einer Population stets vergleichend ermittelt wird, kommt der Referenzpopulation eine wichtige Rolle zu. Wie die Ergebnisse in **Kapitel 6** zeigen, sind die Sensitivitätsunterschiede zwischen Referenzpopulationen trotz abweichender Herkunft gering. Dennoch sind die Testergebnisse aus verschiedenen Einrichtungen schwer miteinander vergleichbar. Biotests unterscheiden sich zwar in ihren Protokollen zwischen den einzelnen Laboren nur wenig (vgl. Kapitel 7 und NORDMEYER & ZWERGER 2010), dennoch führen sie mitunter zu voneinander abweichenden Ergebnissen, wie Ringtests gezeigt haben (STREIBIG et al. 1995, PETERSEN et al. 2010).

Resistenz kann hervorgerufen werden durch Mutation(en) in dem Gen, dass für den Wirkort des Herbizids kodiert, wodurch die Affinität für das Herbizid herabgesetzt wird (wirkortspezifische Resistenz, target-site resistance, TSR) (POWLES & YU 2010). Resistenz kann aber auch durch andere Veränderungen hervorgerufen werden, die dazu führen, dass die Herbizidmenge nicht in vollem Umfang den Wirkort erreicht (wirkortunspezifische Resistenz, non-target-site resistance, NTSR) (DÉLYE et al. 2011). Im Vergleich zu der vorher genannten, macht diese Form der Resistenz sich im Feld meistens schleichend bemerkbar (YUAN et al. 2006, DÉLYE et al. 2013). Resistenzentwicklungen sollten früh erkannt werden, damit rechtzeitig entsprechende Managementmaßnahmen ergriffen werden können. Wie die populationsdynamischen Untersuchungen an *A. spica-venti* in den **Kapiteln 2 bis 5** zeigten, kann allein die natürliche Entwicklung in einzelnen Jahren sehr unterschiedlich ausfallen. Resistenzbedingte Reduzierungen der Wirksamkeit der Unkrautkontrollmaßnahmen können dabei leicht übersehen werden (BECKIE et al. 2008). Resistenzentwicklungen im Feld sind bislang nur retrospektiv aufzuklären. In dem Monitoring wurde der Fokus vor allem auf NTSR gelegt.

In **Kapitel 7** wurde versucht, Anzeichen früher Resistenzentwicklungen in *A. spica-venti*-Populationen aufzudecken mittels (1) der räumlichen Verteilung der Pflanzen im Feld und (2) den Beobachtungen und Wahrnehmungen der Landwirte. Zur Beantwortung der ersten Frage wurde ein einzelnes Feld intensiv untersucht. In Dosis-Wirkungs-Versuchen wurden Samen von Pflanzen, die einzeln, in lockeren oder in dichten Gruppen standen, auf ihre Reaktion gegenüber Isoproturon untersucht. Die hier vorgestellten Ergebnisse für *A. spica-venti* waren nicht eindeutig: hohe ED₅₀-Werte wurden für alle drei Dichtekategorien ermittelt. BALGHEIM et al. (2008) zeigten für *A. myosuroides*, dass hohe Pflanzendichten zu erhöhten Mutationsraten mit wirkortspezifischer Resistenz führten. Dieser Zusammenhang konnte für eine NTSR von *A. spica-venti* gegenüber Isoproturon mit der vorliegenden Studie nicht nachgewiesen werden. Es zeigte sich jedoch, dass die Resistenz vom Vorgewende in das Feld hinein „geholt“ worden sein muss. Vermutlich mit der Befahrung des Feldes hat eine Verbreitung von *A. spica-venti* Samen stattgefunden. Das Feld lag relativ isoliert von anderen, jedoch können durch nicht saubere Maschinen Samen resistenter Biotypen auf diesem Wege auf andere Standorte übertragen werden (HERRMANN et al. 2014). Insbesondere kleine Samen, wie die von *A. spica-venti*, können leicht beispielsweise mit Erntemaschinen von Feld zu Feld verbracht werden (Petzoldt 1957). Bislang wird weitgehend davon ausgegangen, dass Resistenz sich aufgrund des Managements in einem einzelnen Feld entwickelt (MASSA et al. 2013). Sollte jedoch eine Verbreitung resistenter Allele oder Phänotypen per Samen oder Pollen stattfinden, wird Resistenz zunehmend zu einer Angelegenheit des Managements auf der regionalen Ebene (DÉLYE et al. 2010, NEVE et al. 2014).

Für die Beantwortung der zweiten Frage von **Kapitel 7** wurden die Ergebnisse eines zweijährigen Monitorings zum Resistenzstatus in 38 Populationen Nord- und Ostdeutschlands genutzt. Die Landwirte waren nach dem Management der Standorte wie auch ihrer Resistenzvermutung befragt worden. Der Verdacht auf Resistenz wurde meistens gehegt, wenn unerwartet hohe Dichten von *A. spica-venti* im Feld beobachtet wurden. Resistenztests werden auf Verdacht hin durchgeführt. Ähnlich verhält es sich in vielen der zu diesem Thema durchgeführten Monitorings (DÉLYE et al. 2007, MASSA & GERHARDS 2011). In **Kapitel 7** wurde diskutiert, dass die Vorgehensweise eine mögliche Ursache dafür ist, dass in sehr vielen Fällen Resistenzvermutungen nicht bestätigt werden konnten. Eine Frage, die sich aus dem in dieser Arbeit durchgeführten – aber auch der Vielzahl veröffentlichter Studien – ergeben sollte, ist, ob diese Methode uns schnell genug die notwendigen Informationen hinsichtlich früher Resistenzentwicklungen liefert (NEVE 2007). Monitoring im Sinne des Wortes, also wiederholte Erhebungen der gleichen Populationen, werden selten hinsichtlich

von Herbizidresistenz durchgeführt (BROSTER et al. 2011). Die Entwicklung von Herbizidresistenz hat nicht zwangsläufig zur Folge, dass die Dichte der Feldpopulationen zunimmt (LLEWELLYN et al. 2009). Landwirte sind in jedem Fall daran interessiert, die Unkrautdichten möglichst niedrig zu halten. WILSON et al. (2008) zeigten, dass Landwirte regelmäßig ihre Felder nach schädigenden Insekten oder Krankheiten inspizieren, aber deutlich seltener hinsichtlich der in ihnen wachsenden Unkräuter. Gleiches wurde für die Nachkontrolle von Herbizidmaßnahmen beobachtet (BECKIE et al. 2008). Die Nachkontrolle auf *A. spica-venti* wäre aufgrund seines aufrechten Wuches und der markanten, im Feld gut sichtbaren Rispen sehr leicht durchzuführen.

Die Definition einer Resistenz impliziert ihre Vererblichkeit. Die Entwicklung wirkortunspezifischer und polygenetisch vererbter Resistenzen konnte bislang nur unter kontrollierten Bedingungen im Labor beobachtet werden (NEVE & POWLES 2005, 2005a, MANALIL et al. 2011). In der vorliegenden Arbeit wurden zwar keine direkten Studien zu den hinter den Resistenzen liegenden Mechanismen durchgeführt, dafür wurde auf ein Simulationsmodell zurückgegriffen (**Kapitel 8**), um nähere Einsichten in die Resistenzentwicklung von *A. spica-venti* zu erhalten (RENTON et al. 2014). Simulationsstudien zeigten, dass sich innerhalb weniger Jahre die Frequenz resistenzinduzierender Allele signifikant erhöhen kann. Die Populationsgröße spielt eine wichtige Rolle, wenn es um die Fixierung von Mutationen in dieser geht (OTTO & WHITLOCK 1997, PHILLIPS 1997). Demnach ist in wachsenden Populationen die Selektion dahingehend effektiver, dass nützliche Allele eher fixiert werden – weniger nützliche dagegen eher verloren gehen. Resistenzen können sich demnach mehr oder weniger schnell aufbauen – werden genetisch aber kaum wieder aus einer Population zu entfernen sein (BÖTTCHER 2004). Die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit haben gezeigt, dass *A. spica-venti* sehr variabel ist. *A. spica-venti* ist variabel hinsichtlich des Auftretens, aber auch variabel in der Reaktion gegenüber Herbiziden. Diese Variabilität macht es schwer, einzelne Ergebnisse zu verallgemeinern oder gar konkrete Abschätzungen potenzieller Entwicklungen zu geben.

Literatur

- Andreasen, C. & Streibig, J. C. (2010). Evaluation of changes in weed flora in arable fields of Nordic countries – based on Danish long-term surveys. *Weed Research*, 51, 214–226.
- Andreasen, C. & Stryhn, H. (2008). Increasing weed flora in Danish arable fields and its importance for biodiversity. *Weed Research*, 48, 1–9.

- Andreasen, C. & Stryhn, H. (2012). Increasing weed flora in Danish beet, pea and winter barley fields. *Crop Protection*, 36, 11–17.
- Anonymus (2011). Offene Fragen und Forschungsbedarf hinsichtlich der zunehmenden Entstehung (herbizid-)resistenter „Superunkräuter“. Deutscher Bundestag, Drucksache 17/5027.
- Bagavathiannan, M. V., Norsworthy, J. K., Smith, K. L. & Burgos, N. (2011). Seedbank Size and Emergence Pattern of Barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) in Arkansas. *Weed Science*, 59, 359–365.
- Balgheim, N., Wagner, J. & Gerhards, R. (2008). Spatial distribution of herbicide resistant *Alopecurus myosuroides* Huds. on field-scale: a case study. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal for Plant Diseases and Protection, Sonderheft XXI*, 63–68.
- Beckie, H. J. (2006). Herbicide-Resistant Weeds: Management Tactics and Practices. *Weed Technology*, 20, 793–814.
- Beckie, H. J., Leeson, J. Y., Thomas, A. G., Brenzil, C. A., Hall, L. M., Holzgang, G., ... Shirriff, S. (2008). Weed Resistance Monitoring in the Canadian Prairies. *Weed Technology*, 22, 530–543.
- Beckie, H. J., Leeson, J. Y., Thomas, A. G., Hall, L. M. & Brenzil, C. A. (2008). Risk Assessment of Weed Resistance in the Canadian Prairies. *Weed Technology*, 22, 741–746.
- Beltran, J. C., Pannell, D. J. & Doole, G. J. (2012). Economic implications of herbicide resistance and high labour costs for management of annual barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) in Philippine rice farming systems. *Crop Protection*, 31, 31–39.
- Böttcher, U. D. (2004). Räumlich explizite Modellierung der Dynamik und Genetik mehrfach herbizidresistenter Unkrautpopulationen. Diss. Univ. Braunschweig.
- Broster, J. C., Koetz, E. A. & Wu, H. (2011). Herbicide resistance levels in annual ryegrass (*Lolium rigidum* Gaud.) in southern New South Wales. *Plant Protection Quarterly*, 26, 22–28.
- Cardina, J., Herms, C. P. & Doohan, D. J. (2002). Crop rotation and tillage system effects on weed seedbanks. *Weed Science*, 50, 448–460.
- Chikowo, R., Faloya, V., Petit, S. & Munier-jolain, N. M. (2009). Integrated weed management systems allow reduced reliance on herbicides and long-term weed control. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 132, 237–242.
- Coelho, S. (2009). European Pesticide Rules Promote Resistance, Researchers Warn. *Science*, 323, 450.
- Coustau, C., Chevillon, C. & Ffrench-Constant, R. (2000). Resistance to xenobiotics and parasites: can we count the cost? *TREE*, 15, 378–383.
- Délye, C., Gardin, J. A. C., Boucansaud, K., Chauvel, B. & Petit, C. (2011). Non-target-site-based resistance should be the centre of attention for herbicide resistance research: *Alopecurus myosuroides* as an illustration. *Weed Research*, 51, 433–437.
- Délye, C., Jasieniuk, M. & Le Corre, V. (2013). Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends in Genetics*, 29, 649–658.

- Délye, C., Menchari, Y., Guillemain, J.-P., Matějček, A., Michel, S., Camilleri, C., & Chauvel, B. (2007). Status of black grass (*Alopecurus myosuroides*) resistance to acetyl-coenzyme A carboxylase inhibitors in France. *Weed Research*, 47, 95–105.
- Délye, C., Michel, S., Bérard, A., Chauvel, B., Brunel, D., Guillemain, J.-P., ... Dessaint, F. (2010). Geographical variation in resistance to acetyl-coenzyme A carboxylase-inhibiting herbicides across the range of the arable weed *Alopecurus myosuroides* (black-grass). *New Phytologist*, 186, 1005–1017.
- Duke, S. O. (2012a). A time for herbicide discovery. *Pest Management Science*, 68, 493.
- Duke, S. O. (2012b). Why have no new herbicide modes of action appeared in recent years? *Pest Management Science*, 68, 505–512.
- Firbank, L. G. (1993). Short-term variability of plant populations within a regularly disturbed habitat. *Oecologia*, 94, 351–355.
- Fischer, C., Thies, C., & Tschardt, T. (2011). Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 297–303.
- Franz, K., Kaiser, F. & Gerowitt, B. (1990). Wirkung unterschiedlich hoher Stickstoffdüngung auf Entwicklung und Samenproduktion ausgewählter Unkrautarten im Winterweizen. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal for Plant Diseases and Protection, Sonderheft XII*, 127–135.
- Georghiou, G. P. & Taylor, C. E. (1986). Factors influencing the evolution of resistance. *Pesticide Resistance: Strategies and Tactics for Management*, 157–169.
- Gerhards, R. & Massa, D. (2011). Two-year investigations on herbicide-resistant silky bent grass (*Apera spica-venti* L. Beauv.) populations in winter wheat — population dynamics, yield losses, control efficacy and introgression into sensitive population. *Gesunde Pflanzen*, 63, 75–82.
- Harker, K. N., Donovan, J. T. O., Blackshaw, R. E., Beckie, H. J., Mallory-Smith, C. & Maxwell, B. D. (2012). Our View. *Weed Science*, 60, 143–144.
- Herrmann, J., Hess, M., Schubel, T., Strek, H., Richter, O. & Beffa, R. (2014). Spatial and temporal development of ACCase and ALS resistant Black-grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) populations in neighboring fields in Germany. *Julius-Kühn-Archiv*, 443, 273–279.
- Hollomon, D. W. (2012). Do we have the tools to manage resistance in the future? *Pest Management Science*, 68, 149–154.
- Jensen, J. E. (2004). Weed control: presence and future - the Danish view. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal for Plant Diseases and Protection, Sonderheft XIX*, 19–26.
- Kraehmer, H. (2012). Innovation: Changing trends in herbicide discovery. *Outlooks on Pest Management*, 23, 115–118.
- Kudsk, P. (2014). Reduced herbicide rates: present and future. *Julius-Kühn-Archiv*, 443, 37–44.
- Llewellyn, R. S., Emden, F. H. D., Owen, M. J. & Powles, S. B. (2009). Herbicide Resistance in Rigid Ryegrass (*Lolium rigidum*) Has Not Led to Higher Weed Densities in Western Australian Cropping Fields. *Weed Science*, 57, 61–65.

- Llewellyn, R. S., Lindner, R. K., Pannell, D. J. & Powles, S. B. (2004). Grain grower perceptions and use of integrated weed management. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 44, 993–1001.
- Lorenz, M., Fürst, C. & Thiel, E. (2013). A methodological approach for deriving regional crop rotations as basis for the assessment of the impact of agricultural strategies using soil erosion as example. *Journal of Environmental Management*, 127, S37–S47.
- Lutman, P. J. W., Moss, S. R., Cook, S. & Welham, S. J. (2013). A review of the effects of crop agronomy on the management of *Alopecurus myosuroides*. *Weed Research*, 53, 299–313.
- Manalil, S., Busi, R., Renton, M. & Powles, S. B. (2011). Rapid Evolution of Herbicide Resistance by Low Herbicide Dosages. *Weed Science*, 59, 210–217.
- Massa, D., & Gerhards, R. (2011). Investigations on herbicide resistance in European silky bent grass (*Apera spica-venti*) populations. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 118, 31–39.
- Massa, D., Kaiser, Y. I., Andújar-Sánchez, D., Carmona-Alfárez, R., Mehrtens, J. & Gerhards, R. (2013). Development of a Geo-Referenced Database for Weed Mapping and Analysis of Agronomic Factors Affecting Herbicide Resistance in *Apera spica-venti* L. Beauv. (Silky Windgrass). *Agronomy*, 3, 13–27.
- Mertens, S. K., Van den Bosch, F. & Heesterbreek, J. A. P. (Hans). (2002). Weed populations and crop rotations: Exploring dynamics of a structured periodic system. *Ecological Applications*, 12, 1125–1141.
- Moss, S. R. (2010). Integrated weed management (IWM): will it reduce herbicide use? *Communication of Applied Biological Sciences*, 75/2, 9–17.
- Neve, P. (2007). Challenges for herbicide resistance evolution and management: 50 years after Harper. *Weed Research*, 47, 365–369.
- Neve, P., Busi, R., Renton, M. & Vila-Aiub, M. M. (2014). Expanding the eco-evolutionary context of herbicide resistance research. *Pest Management Science*, 70, 1385–1393.
- Neve, P. & Powles, S. (2005). High survival frequencies at low herbicide use rates in populations of *Lolium rigidum* result in rapid evolution of herbicide resistance. *Heredity*, 95, 485–492.
- Neve, P. & Powles, S. (2005). Recurrent selection with reduced herbicide rates results in the rapid evolution of herbicide resistance in *Lolium rigidum*. *Theoretical of Applied Genetics*, 110, 1154–1166.
- Nordmeyer, H. & Zwerger, P. (2010). Erfassung von Herbizidresistenzen bei Ungräsern im Biotest. *Journal für Kulturpflanzen*, 62, 376–382.
- Orson, J. H. (1999). The cost to the farmer of herbicide resistance. *Weed Technology*, 13, 607–611.
- Otto, S. P. & Whitlock, M. C. (1997). The probability of fixation in populations of changing size. *Genetics*, 146, 723–733.
- Petersen, J., Gehring, K., Gerowitt, B., Menne, H. & Nordmeyer, H. (2010). Ergebnisse eines Ringtests zur Feststellung der Herbizidresistenz beim Ackerfuchsschwanz. *Julius-Kühn-Archiv*, 428, 275–276.

- Petzoldt, K. (1957). Wirkung des Mähdruschverfahrens auf die Verunkrautung. Diss. Univ. Stuttgart-Hohenheim.
- Phillips, P. C. (1997). The rise and fall of new mutations. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 466–468.
- Powles, S. B. & Yu, Q. (2010). Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology*, 61, 317–347.
- Pysek, P. & Leps, J. (1991). Response of a weed community to nitrogen fertilization: a multivariate analysis. *Journal of Vegetation Science*, 2, 237–244.
- Renton, M., Busi, R. & Neve, P. (2014). Herbicide resistance modelling: past, present and future. *Pest Management Science*, 70, 1394–1404.
- Roßberg, D. (2013). Erhebungen zur Anwendung von Pflanzenschutzmitteln in der Praxis im Jahr 2011. *Journal für Kulturpflanzen*, 65, 141–151.
- Roßberg, D., Gutsche, V., Enzian, S. & Wick, M. (2002). NEPTUN 2000 - Erhebung von Daten zum tatsächlichen Einsatz chemischer Pflanzenschutzmittel im Ackerbau Deutschlands. *Berichte aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- Und Forstwirtschaft*, 98, 1–27.
- Rotteveel, T., Jorgensen, L. N. & Heimbach, U. (2011). Resistance management in Europe: a preliminary proposal for the determination of a minimum number of active substances necessary to manage resistance. *EPPO Bulletin*, 41, 432–438.
- Service, R. F. (2013). What Happens When Weed Killers Stop Killing? **Science**, 341, 1329.
- Steinmann, H.-H. & Dobers, E. S. (2013). Spatio-temporal analysis of crop rotations and crop sequence patterns in Northern Germany: potential implications on plant health and crop protection. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 120, 85–94.
- Stokstad, E. (2013). The war against weeds down under. *Science*, 341, 734–736.
- Streibig, J. C., Walker, A., Blair, A. M., Anderson-Taylor, G., Eagle, D. J., Friedländer, H., ... Thies, E. P. (1995). Variability of bioassays with metsulfuron-methyl in soil. *Weed Research*, 35, 215–224.
- Weber, E. & Gut, D. (2005). A survey of weeds that are increasingly spreading in Europe. *Agronomy for Sustainable Development*, 25, 109–121.
- Westerman, P. R., Wes, J. S., Kropff, M. J., & Van der Werf, W. (2003). Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology*, 40, 824–836.
- Wilson, R. S., Tucker, M. A., Hooker, N. H., LeJeune, J. T. & Doohan, D. (2008). Perceptions and Beliefs about Weed Management: Perspectives of Ohio Grain and Produce Farmers. *Weed Technology*, 22, 339–350.
- Yuan, J. S., Tranel, P. J. & Stewart Jr, C. N. (2006). Non-target-site herbicide resistance: a family business. *Trends in Plant Science*, 12, 6–13.
- Zwenger, P. & Hurle, K. (1990). Untersuchungen zur Abbildungsgüte simulierter Befallsverläufe bei Unkräutern. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*, 97, 133–141.

Zwerger, P., Malkomes, H.-P., Nordmeyer, H., Söchting, H.-P. & Verschwele, A. (2004). Unkrautbekämpfung: Gegenwart und Zukunft - aus deutscher Sicht. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz – Journal for Plant Diseases and Protection*, Sonderheft XIX, 27–38.

Zusammenfassung

Der Schlüssel zum erfolgreichen Überleben für Unkräuter ist ihre Anpassungsfähigkeit an durch regelmäßige Störungen gekennzeichnete ackerbauliche Bedingungen. Die moderne Agrarproduktion ist durch enge Fruchtfolgen mit einem hohen Anteil von Winterungen, der Anwendung stark selektiv wirkender Herbizide und einer Unkrautflora, die an Diversität eingebüßt hat, charakterisiert. Es haben aber auch Unkrautarten, insbesondere Gräser, von diesen Entwicklungen profitiert. *Apera spica-venti* (L.) P. Beauv. hat sich in den letzten 30 Jahren zu einem der wichtigsten Schadgräser im nord-, mittel- und osteuropäischen Pflanzenbau entwickelt. Gebunden an winterannuelles Leben, hat sich die Art ausgebreitet und im Besatz je Flächeneinheit deutlich zugenommen. *A. spica-venti* hat zudem zunehmend Resistenzen gegenüber Herbiziden verschiedener Wirkmechanismen entwickelt. Biologische Charakteristika, wie Windbestäubung, eine hohe Samenproduktion je Pflanze und große genetische Variabilität, prädestinieren die Art dafür.

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung bestand in einer Analyse der Populationsdynamik und der Entwicklung von Resistenzen gegenüber Herbiziden von *A. spica-venti*.

Die Höhe des Wintergetreideanteils in der Fruchtfolge und die Stickstoffdüngung beeinflussen das Wachstum von *A. spica-venti*. Ein Maß dafür ist die Bestockungsrate. Diese war in der Fruchtfolge mit 50 % Wintergetreide signifikant höher als bei einem Anteil von 67 %. Die Halbierung der Stickstoffdüngung führte zu einer signifikanten Erhöhung der Bestockungsrate.

Die Untersuchungen zur Populationsdynamik von *A. spica-venti* basieren auf den Daten eines 15jährigen Feldversuches, der von 1981 bis 1996 von der Universität Göttingen durchgeführt worden ist. In der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste wurde die Entwicklung von *A. spica-venti* erfasst. Dass Daten über einen Zeitraum von 15 Jahren bzw. fünf vollständigen Rotationen einer Fruchtfolge für die Analyse und stochastische Schätzung aller populationsdynamischen Parameter zur Verfügung standen, ist ein Ausnahmefall. In den Getreidekulturen konnte *A. spica-venti* sich bis zur Bildung neuer Samen entwickeln, in den Rüben wurden die im Frühjahr aufgelaufenen Pflanzen vollständig bekämpft. Jährlich wurden die Felddichten an drei Terminen und die Bodensamenbank beprobt sowie die Samenproduktion einzelner Pflanzen bestimmt. Mit der vorliegenden Arbeit wurde das Datenmaterial für *A. spica-venti* erstmals umfassend ausgewertet.

Die Analyse der Populationsentwicklung zeigte, dass es ausgehend von einer niedrigen Bodensamenbank drei Rotationen der Fruchtfolge dauerte, bis eine signifikante Zunahme

eintrat. Verglichen zur ersten Rotation, war der Median der Bodensamenbank am Ende des 15jährigen Beobachtungszeitraums auf das 9,5-fache angestiegen. Die Entwicklung der Felddichten ging nicht mit der der Bodensamenbank einher. Es wurde keine signifikante Zunahme festgestellt. Die Entwicklung von *A. spica-venti* in den beiden Getreidekulturen unterschied sich bis zur Ernte nicht. Der spätere Erntetermin des Winterweizens begünstigt die Abreife von *A. spica-venti* und den Eintrag neuer Samen in die Population.

Basierend auf dieser Datenanalyse wurden mit linearen gemischten Modellen populationsdynamische Parameterwerte für *A. spica-venti* geschätzt. Die Methode bietet den Vorteil, dass die jahresbedingten Variationen wie auch die Struktur des Feldversuches berücksichtigt werden können. Spezifisch für Rüben, Winterweizen und Wintergerste wurde der gesamte Lebenszyklus von *A. spica-venti* quantifiziert. Auf dieser Basis konnte erstmals ein stochastisches populationsdynamisches Modell für *A. spica-venti* entwickelt werden. Mit dem Modell kann, ausgehend von einem bekannten Bodensamenvorrat, die Entwicklung von *A. spica-venti* in den oben genannten Kulturen simuliert werden. Die Übertragbarkeit auf andere Kulturen und Fruchtfolgen wurde geprüft. Dafür standen die Daten eines weiteren Standorts mit abweichenden Kulturen und Fruchtfolgen zur Verfügung. Im Vergleich der simulierten mit den real beobachteten Pflanzendichten im Frühjahr zeigte sich, dass das Modell diese deutlich unterschätzt. Gute Übereinstimmungen wurden dagegen für die Rispendichten vor der Ernte erzielt.

Unkrautpopulationen sind an die speziellen Bedingungen eines Standortes angepasst, wozu seit vielen Jahren der regelmäßige Herbizideinsatz gehört. Biotests dienen zum Nachweis von Herbizidresistenz in Feldpopulationen. Die Rahmenbedingungen der Biotests können das Ergebnis beeinflussen. Wichtig ist ein ähnliches Entwicklungsstadium der Testpflanzen bei der Herbizidapplikation. An verschiedenen *A. spica-venti* Populationen wurde das Auflaufverhalten unter differierenden Temperaturbedingungen untersucht. Populationen, die von konventionell bewirtschafteten Standorten stammten und nachgewiesen resistent gegenüber Isoproturon waren, liefen signifikant schneller und kompakter auf als herbizidsensitive Populationen ökologisch bewirtschafteter Standorte.

Biotests mit ganzen Pflanzen im Gewächshaus durchgeführt, bieten die Möglichkeit einer ersten Einschätzung des Resistenzgrades unabhängig vom Resistenzmechanismus. Anhand einer mitgeführten Referenzpopulation wird der Resistenzgrad der untersuchten Feldpopulation(en) eingeschätzt. Der Herkunft der Referenzpopulation kommt somit eine große Bedeutung zu. Erstmals wurden die *A. spica-venti* Referenzpopulationen verschiedener Testlabore auf ihre Sensitivität gegenüber Iodosulfuron geprüft. Die Unterschiede in den

Sensitivitäten waren gering. Dennoch spielten Herkunft und Reinigung des Saatgutes eine Rolle für die Ergebnisse: sehr gut gereinigtes Saatgut aus kontrollierten Zuchten reagierte weniger variabel als im Feld gewonnene Populationsmischungen.

Häufig kann ein Resistenzverdacht im Test nicht bestätigt werden. Biotests sind zwar einfach in der Handhabung, jedoch platz- und arbeitsintensiv. Vorteilhaft wäre es, wenn sich der Probenumfang mit Hilfe der Verteilung von *A. spica-venti* (Lage und Pflanzendichte) innerhalb eines Feldes von vornherein auswählen und einschränken ließe, ohne frühzeitige Resistenzentwicklungen zu übersehen. Auch Einschätzungen und Erfahrungswerte von Landwirten könnten Indikatoren sein. Mit zwei Studien, durchgeführt innerhalb eines Feldes und zwischen verschiedenen Feldern, wurden diese Möglichkeiten untersucht.

Innerhalb eines Feldes wurde das Saatgut von *A. spica-venti* verschiedener Dichtekategorien (Einzelpflanze, lockerer Bestand, hohe Dichte) in Dosis-Wirkungs-Versuchen auf Sensitivitätsunterschiede gegenüber Isoproturon untersucht. Die ED₅₀-Werte unterschieden sich signifikant. Die Herbizidwirksamkeit war nicht dichteabhängig, zeigte aber einen räumlichen Zusammenhang zu den Fahrspuren im Feld.

Die zweite Studie war ein zweijähriges Monitoring zum Resistenzstatus von *A. spica-venti*. Es wurden Saatgutproben aus 38 Winterweizenfeldern in Nord- und Ostdeutschland untersucht. Darüber hinaus wurden in einem Fragebogen zusätzliche Informationen zum Management der Standorte und dem jeweiligen persönlichen Resistenzverdacht der Landwirte erhoben. Die Resistenzentwicklung wurde gegenüber drei Wirkmechanismen anhand von fünf Wirkstoffen geprüft (ACCCase-Hemmer mit Clodinafop, ALS-Hemmer mit Flupyrsulfuron und Iodosulfuron sowie Photosystem-II-Hemmer mit Chlortoluron und Isoproturon).

In 15 der 38 Populationen wurde Resistenz gegenüber mindestens einen Wirkstoff nachgewiesen. Die Entwicklung von Resistenz war assoziiert mit der Bodenbearbeitung, die zwischen Pflug und pfluglos wechselte, und normalen Aussaatterminen. 14 der 38 Landwirte lagen mit ihren Vermutungen dahingehend richtig, dass sie keine Resistenz vermutet hatten. Es wurde aber nur in ca. der Hälfte der Felder, für die Landwirte wegen hoher *A. spica-venti* Dichten Resistenz angenommen hatten, diese tatsächlich nachgewiesen.

Resistenzen können mono- oder polygenetisch vererbt werden. Wie sich dies auf die Populationsentwicklung im Feld auswirkt, kann mit Modellen simuliert werden. Das Modell PERTH (**P**olygenic **E**volution of **R**esistance to **H**erbicides) ist ein individualbasiertes, stochastisches Simulationsmodell das dafür entwickelt wurde. In der vorliegenden Arbeit wurde das Modell für *A. spica-venti* in der Fruchtfolge Rüben – Winterweizen – Wintergerste nachgeschrieben und mit den entsprechenden populationsdynamischen Parametern

modifiziert. Unter der Annahme, dass vier für Resistenz induzierende Allele vorhanden sind, wurde die Populationsentwicklung über 15 Jahre simuliert. Innerhalb der ersten 10 Jahre führte die Vervielfältigung der R-Allelfrequenz dazu, dass einerseits rein sensitive Genotypen aus der Population nahezu entfernt wurden und zunehmend rein resistente auftraten. Zunehmende Pflanzendichten im Feld waren die Folge, da die Wirksamkeit des Herbizids nicht mehr ausreichte.

Mit der vorliegenden Arbeit wurde ein Beitrag zur Populationsdynamik und Resistenzentwicklung von *A. spica-venti* geleistet.

Die Untersuchungen zeigen, dass die Entwicklung von *A. spica-venti* sehr variabel und entsprechend schlecht vorhersagbar ist. Über viele Jahre bleiben die Felddichten auf einem ähnlichen Niveau, während sich die Samenbank schleichend, aber signifikant erhöht. Unerwartet hohe Felddichten nach einer Herbizidbehandlung sind mitunter eher umweltbedingten Minderwirkungen geschuldet, als dass Resistenz im Spiel ist. In den Untersuchungen hat sich aber auch gezeigt, dass das Management allein in der Hand der Landwirte liegt. Unkrautsamen können mit der Bearbeitung vom Vorgewende in das Feld eingetragen werden und damit Sensitivitätsunterschiede gegenüber Herbiziden induzieren. Wichtig ist eine regelmäßige Nachkontrolle von Herbizidbehandlungen. *A. spica-venti* ist aufgrund des aufrechten Wuchses und der prägnanten Rispen leicht in den Beständen auszumachen.

Summary

The key of survival for agronomic weeds is their adaptability to agronomic conditions, which are marked by regular disturbances. Modern agricultural production is defined by short crop rotations with a share of winter crops, the application of strongly selective herbicides and a weed flora that suffers from a loss of diversity. Weeds, especially grasses, have nevertheless been able to profit from these developments. In the last 30 years, *Apera spcia-venti* (L.) P. Beauv. has emerged as one of the most important grass weeds in northern, middle and eastern European crop production. The range and density of the winter annual has distinctly increased. Additionally, *A. spcia-venti* has evolved resistances to multiple herbicides with varying modes of action. Biological characteristics, such as wind pollination, high rate of seed production per plant and high genetic variability, appear to have predestined the species for this evolution.

The aim of this work consisted of an analysis of the population dynamic and development of herbicide resistance of *A. spcia-venti*.

The portion of winter cereals in the crop rotation and the nitrogen fertilizer application rate affect the growth of *A. spcia-venti*. A measurement of the influence is the tillering rate. This was significantly higher in the crop rotation composed of 50 % winter cereals than in the crop rotation composed of 67 % winter cereals. Reducing the nitrogen fertilizer application rate by half lead to a significant increase in the tillering rate.

The investigations into the population dynamics of *A. spica-venti* are based on data from a 15-year-long field experiment that ran at the University of Göttingen from 1981 to 1996. The development of *A. spica-venti* was recorded in the crop rotation beets – winter wheat – winter barley. It is an exceptional case, that data over a period of 15 years or five complete cycles of a crop rotation were available for the analysis and stochastic estimation of all population dynamic parameters. In the cereals *A. spica-venti* was able to grow long enough to produce seeds, whereas seedling were completely managed in the beets. Along with the plant density, the soil seed bank was sampled and the seed production of individual plants were determined on three occasions each year. This collection of data has been analyzed for the first time in the work presented here.

Analysis of population's development showed that when starting with a small soil seed bank, it took three cycles of the crop rotation before a significant increase occurred. Compared to the first crop rotation, the median number of seeds in the soil seed bank had increased 9.5-fold by the end of the 15-year observation period. The development of the plant density did not

coincide with the soil seed bank; there was no significant increase. No difference in the development of *A. spica-venti* between the two cereals was evident. The later harvest of winter wheat favoured the ripening of *A. spica-venti* and the introduction of new seeds into the population.

Based on the data analysis, population dynamic parameter values for *A. spica-venti* were estimated with linear mixed models. The method offers the benefit of incorporating the yearly variations as well as the structure of the experimental design. The entire life cycle of *A. spica-venti* was quantified individually for beets, winter wheat and winter barley. On the basis of this, a stochastic population dynamics model for *A. spica-venti* could be developed. Starting with a known supply of seeds in the soil, the model can simulate the development of *A. spica-venti* in the abovementioned crops. The ability to apply the model to other crops and crop rotations was tested. To this end, data from another location with differing crops and crop rotation was available. In a comparison of the simulated and real plant densities in spring, the model proved to underestimate this result. In contrast, agreement was achieved for the panicle density before harvest.

Weed populations conform to the special conditions of the locations where they are found. Regularly herbicide applications belong to this for many years. Field populations are tested in bioassays for herbicide resistance. Bioassay results may be influenced by general conditions. In regard to this, it is important that the test plants are in a similar stage of development when sprayed. The germination behavior of various *A. spica-venti* populations were examined under differing temperatures. Populations that originated from conventionally-managed locations and were resistant to isoproturon germinated significantly quicker and more consolidated than sensitive populations from organically-managed locations.

Bioassays conducted on whole plants in greenhouses offers the possibility to make a first estimate of the degree of resistance independently of the resistance mechanism. With the aid of a reference population, the degree of resistance of the tested field population(s) can be estimated. Therefore, the origin of the reference population is important. As a first step, the susceptibility of *A. spica-venti* reference populations from various test laboratories to iodosulfuron were tested. The differences in susceptibility were minimal. Nonetheless, the origin and cleanliness of the seed played a role in the results: well-cleaned seed from certified seed distributors reacted with less variability than seed harvested from field populations.

Often suspected resistance in a population cannot be proven. Bioassays are indeed simple to execute, but very space and work intensive. It would be advantageous, if selected sample size could be reduced from the outset using the distribution of plants within a field (position and

plant density) without overlooking early resistance developments. Also, experiences and assessments by the farmers could be indicators. Two studies, in one field and between different fields, were carried out in order to prove these options.

Within one field *A. spica-venti* seeds were sampled from plants grown in various density categories (single plants, sparse and dense) and subjected to dose response tests with isoproturon in order to identify differences in susceptibility. The ED₅₀ values within the one field varied significantly. The efficacy of the herbicide was not dependent on density. But, there was a spatial association with the processing direction in the field.

The second investigation was a two-year-long monitoring to identify the resistance status of *A. spica-venti*. Seeds from 38 winter wheat fields in northern and eastern Germany were tested. Additional information about the fields was obtained from a questionnaire. This information included management practices of the field and if the farmer suspected resistance in the field.

The evolution of resistance was tested against three modes of action by means of five active ingredients (ACCase-inhibitor with clodinafop, ALS-inhibitor with flupyr-sulfuron and iodosulfuron and photosystem-II-inhibitor with chlorotoluron and isoproturon).

In 15 of the 38 populations resistance was confirmed to at least one herbicide. Resistance was associated with a soil management regime that switches between ploughing and never ploughing as well as with normal sowing times. 14 farmers were correct in their assumptions regarding absence of herbicide resistance in their fields. However, resistance was only proven in half of the fields where farmers suspected resistance based on high densities of *A. spica-venti*.

Resistance can be inherited mono- or polygenetically. How this plays out in the population development in the field can be simulated with models. The model PERTH (**P**olygenic **E**volution of **R**esistance to **H**erbicides) is an individually-based, stochastic simulation model developed just for this purpose. This model was applied in the current work for *A. spica-venti* in the crop rotation beets – winter wheat – winter barley and modified with the corresponding population dynamic parameters. Simulation studies for the population development over 15 years were conducted under the presumption that four resistance-inducing alleles are present. Duplication of the frequency of the resistance-inducing alleles in the first 10 years lead to purely susceptible genotypes being removed from the population and an increase in the occurrence of purely resistant genotypes. Increasing plant densities in the field was the consequence since the efficacy of the herbicide was no longer sufficient.

In the present work a contribution to understanding the population dynamic and herbicide resistance development of *A. spica-venti* was made.

The investigations demonstrated above all that the development of *A. spica-venti* is variable and therefore difficult to predict. The plant density remains at a similar level over many years while the soil seed bank subtly grows to a significant amount. Unexpectedly high plant densities after herbicide applications are occasionally rather a result of environmental situations than resistance. The investigations also showed that management lies completely in the hands of farmers. Weed seeds can enter a field during handling of the headland, consequently inducing differences in susceptibility to herbicides. Important seems to be regular follow-up checks of fields after herbicide applications since *A. spica-venti* is particularly identifiable in fields with its erect form and prominent panicles.

